



# **ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

## **Том 5**









Russian Academy of Sciences  
RAS Scientific Council on Forest  
Institute of Forest Science RAS

Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences  
Forest Research Institute KarRC RAS

Russian Foundation for Basic Research

# **FUNGAL COMMUNITIES IN FOREST ECOSYSTEMS**

Volume 5

Moscow – Petrozavodsk  
2018



Российская академия наук  
Научный совет РАН по лесу  
Институт лесоведения РАН

Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр Российской академии наук»  
Институт леса КарНЦ РАН

Российский фонд фундаментальных исследований

# **ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

Том 5

Москва – Петрозаводск  
2018



**Авторы:**

С. П. Арефьев, С. Г. Битяев, И. А. Винер, Г. А. Волченкова, Л. В. Гарибова, В. Б. Звягинцев, Л. Г. Исаева, Е. А. Капица, Г. Б. Колганихина, В. М. Коткова, А. В. Кураков, Ю. А. Литовка, И. Н. Павлов, Л. Г. Переведенцева, О. О. Предтеченская, И. В. Ромашкин, А. В. Руоколайнен, В. Г. Стороженко, Ю. Р. Химич, П. А. Чеботарёв, В. В. Чеботарёва, Б. П. Чураков, Р. А. Чураков, А. Г. Шириев, Е. В. Шорохова

**Ответственные редакторы:**

доктор биологических наук В. Г. Стороженко,  
кандидат биологических наук А. В. Руоколайнен,  
А. В. Кикеева

Г82      **Грибные сообщества лесных экосистем** / Отв. ред. В. Г. Стороженко, А. В. Руоколайнен, А. В. Кикеева; Российская академия наук, Научный совет РАН по лесу, Институт лесоведения РАН, Федеральный исследовательский центр «Карельский научный центр Российской академии наук», Институт леса КарНЦ РАН. – Т. 5. – М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2018. – 163 с.

ISBN 978-5-9274-0823-8

В сборнике представлены оригинальные статьи ведущих специалистов микологии и фитопатологии ряда научных центров России и Беларуси. Рассмотрены достижения, перспективы и направления исследований ксилотрофных базидиомицетов, структура лесного биогеоценоза, шкалы разложения крупных древесных остатков. Приводятся сведения о гнилевых болезнях древесных пород и кустарников, о микобиоте и лишенобиоте на охраняемых территориях в лесных фитоценозах на разных стадиях антропогенной сукцессии в Карелии, Воронежской, Мурманской области, Западной Сибири. Рассматривается географическая дифференциация разнообразия грибов арктической границы леса. Обсуждаются вопросы структуры локальных популяций и естественного возобновления леса в очагах корневой губки в Беларуси и Ульяновской области.

УДК 582.28:581.526.42:574.4  
ББК 28.591

**Fungal communities in forest ecosystems** / Eds. V. G. Storozhenko, A. V. Ruokolainen, A. V. Kikeeva; Russian Academy of Sciences, RAS Scientific Council on Forest, Institute of Forest Science RAS, Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Forest Research Institute KarRC RAS. – Vol. 5. – Moscow – Petrozavodsk: KarRC RAS, 2018. – 162 p.

The volume has gathered original articles by leading specialists in mycology and phytopathology from a number of scientific centres of Russia and Belarus. The advancements, prospects and trends of research into xylophilic basidiomycetes, forest biogeocoenosis structure, assessment scales for coarse woody debris decomposition are considered. Data are reported about rot diseases of trees and shrubs, about the fungal and lichen biota of protected areas and forest communities at different stages of anthropogenic succession in Karelia, Voronezh and Murmansk Regions, Western Siberia. The geographical differentiation of fungal diversity at the arctic timberline is analyzed. Various aspects of the structure of local populations and natural reforestation in areas infected by root rot in Belarus and Ulyanovsk Region are discussed.

*Печатается при финансовой поддержке РФФИ (грант №18-04-20089)*

ISBN 978-5-9274-0823-8

© Институт лесоведения РАН, 2018  
© ФИЦ «Карельский научный центр РАН», 2018  
© Институт леса КарНЦ РАН, 2018



---

---

## ВВЕДЕНИЕ

Настоящим изданием продолжается выпуск сборников наиболее интересных статей группы авторов – участников традиционных международных конференций «Проблемы лесной фитопатологии и микологии». Очередная, юбилейная, X конференция, посвященная памяти В. И. Крутова, состоится в октябре 2018 г. в г. Петрозаводске (Республика Карелия).

Лесная среда – важнейший биологический консорт планеты, ее компоненты далеко не полно изучены и являются предметом фундаментальных и прикладных исследований ведущих научных и производственных организаций России и других стран. Целью настоящего периодического издания является ознакомление профессионального сообщества лесоведов, лесоводов, лесных фитопатологов, микологов, лишенологов с наиболее интересными исследованиями как отдельных авторов, так и научных коллективов по широкому кругу насущных проблем лесной отрасли.

В сборнике представлены оригинальные статьи ведущих специалистов микологии и фитопатологии ряда научных центров России и Беларуси. Рассмотрены достижения, перспективы и направления исследований ксилотрофных базидиомицетов, структура лесного биогеоценоза, шкалы разложения крупных древесных остатков. Приводятся сведения о гнилевых болезнях древесных пород и кустарников, о микобиоте и лишенобиоте на охраняемых территориях в лесных фитоценозах на разных стадиях антропогенной сукцессии

в Карелии, Воронежской, Мурманской области, Западной Сибири. Рассматривается географическая дифференциация разнообразия грибов арктической границы леса. Обсуждаются вопросы структуры локальных популяций и естественного возобновления леса в очагах корневой губки в Беларуси и Ульяновской области.

Состав сборника формируют статьи ученых нескольких научных учреждений: Института лесоведения РАН – В. Г. Стороженко, П. А. Чеботарёв, В. В. Чеботарёва, Г. Б. Колганихина; Института леса Карельского НЦ РАН – О. О. Предтеченская, А. В. Руоколайнен, Е. В. Шорохова и И. В. Ромашкин; Института леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – И. Н. Павлов и Ю. А. Литовка; Института проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН – Л. Г. Исаева и Ю. Р. Химич; Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН – В. М. Коткова; Института экологии растений и животных УрО РАН – А. Г. Ширяев; Тюменского НЦ СО РАН и Тюменского государственного университета – С. П. Арефьев; Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова – Л. В. Гарибова, А. В. Кураков и И. А. Винер; Государственного лесотехнического университета им. С. М. Кирова – Е. А. Капица и Е. В. Шорохова; Пермского государственного национального исследовательского университета – Л. Г. Переведенцева и А. С. Шишигин; Ульяновского государственного университета – Б. П. Чураков, Р. А. Чураков и С. Г. Битяев; Белорусского государственного технологического университета – В. Б. Звягинцев и Г. А. Волченкова.



---

---

## ГНИЛЕВЫЕ БОЛЕЗНИ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

С. П. Арефьев

Тюменский государственный университет, ТюмНЦ СО РАН, *sp\_arefyev@mail.ru*

Ксилотрофные базидиомицеты – ведущая группа экологических редуцентов в лесных экосистемах, основной пул биомассы которых представлен древесиной. Ядром этой группы являются афиллофороидные грибы, в частности трутовики, прошедшие наиболее длительный путь коэволюции с древесными растениями и формируемой ими лесной средой (Каратыгин, 1993; Стороженко, 2014; Змитрович, 2017). Ксилотрофными базидиомицетами перекрывается широкий диапазон стадий разложения древесины от утилизации преимущественно остатков содержимого клеток ксилемы рядом пионерных видов до почти полной гумификации древесины и коры их поздними сукцессорами (Рипачек, 1967; Рабинович и др., 2001).

Считается, что большинство видов ксилотрофных грибов – сапротрофы. Однако поскольку усыхающие на корню или поваленные (срубленные) деревья еще некоторое время остаются живыми, грибы, осуществляющие первые стадии разложения древесины, заселяют их по мере ослабления защитных биологических барьеров древесного организма, что отчасти придает таким грибам качество биотрофов (Арефьев, 2010). В силу этого некоторые грибы (*Chondrostereum purpureum* (Pers.) Pouzar, *Fomitopsis pinicola* (Sw.) P. Karst., *Fomes fomentarius* (L.) Fr. и др.) способны выступать в качестве факультативных паразитов, приводящих к скоротечной гибели поврежденных или находящихся в неблагоприятных условиях деревьев.

Ряд видов ксилотрофных грибов начинает процесс деструкции древесины еще задолго до гибели дерева, вызывая хронические центральные гнили ствола и корней растущих деревьев. Такие грибы обычно являются специализированными паразитами, однако лишь некоторые

из них можно условно назвать облигатными паразитами: в строгом понимании таковых среди ксилотрофных грибов практически нет. После гибели пораженного дерева они в той или иной мере продолжают развиваться на колонизированном мертвом субстрате, выступая в качестве факультативных сапротрофов. Намного шире среди ксилотрофных грибов представлена группа факультативных паразитов, лишь в определенных условиях переходящих от более свойственного им сапротрофного существования к разложению функциональной древесины растущих деревьев.

Фитопатогенный путь разложения древесины в ходе биологического круговорота становится основным в неблагоприятных для лесного биома почвенно-климатических условиях, в частности в западносибирской лесотундре и гипоарктических редколесьях (Мухин, 1993), где первичные стадии освоения древесины грибами наиболее успешно проходят внутри живых деревьев под их своеобразной защитой от лимитирующих абиотических факторов.

Логика эволюции паразитизма у ксилотрофных грибов такова, что наиболее специализированные паразитические виды (*Phellinus*) обычно характеризуются невысокой скоростью разложения древесины, по крайней мере, на большей части процесса их развития внутри растущего дерева. Высокая скорость деструкции привела бы к быстрой гибели дерева и разрушению системы «хозяин – паразит». Есть основания полагать, что такие виды изначально были связаны с разложением наиболее стойких лигноцеллюлоз коры и компартментализированной древесины усохших нижних сучков ствола. Развиваясь эпифитно, мицелий этих грибов при определенных условиях мог проникать по ходу сучков внутрь ствола, где в силу адаптации к разложению легированных лигноцеллюлоз преодолевал фун-

гистатические реакции древесного организма, сохраняя исходную невысокую скорость роста (Арефьев, 2003). Основным барьером для роста таких грибов в древесине является ее высокая насыщенность влагой, в силу чего вызываемая ими гниль обычно не проникает в наиболее важную для физиологии дерева заболонную древесину, но локализуется в ядровой (у безъядровых пород в наименее физиологически активной центральной части ствола). Таким образом создаются предпосылки для развития хронической центральной гнили растущих деревьев.

Такую логику формирования центральных гнилей демонстрируют и некоторые факультативные паразиты, развивающиеся на растущих деревьях десятками лет (*Postia sericeomollis* (Romell) Jülich, *Serpula himantoides* (Fr.) P. Karst., *Coniophora arida* (Fr.) P. Karst. и др.). В сапротрофной фазе они связаны с поздними стадиями разложения древесины, для которых характерна низкая остаточная скорость ксилотрофии. Эти грибы проникают в древесину растущего дерева из древесных остатков, находящихся в составе лесной подстилки, с корки основания ствола, где могут расти в качестве эпифитов. Заражение обычно происходит через ожоговые раны, через отмирающие или сросшиеся корни, однако существенным его условием является умеренное ослабление дерева, замедление его биологических процессов, наблюдающееся при старении или угнетении дерева конкурентами (Арефьев, 1991, 1993).

Во многом близка к таким грибам и корневая губка *Heterobasidion annosum* s.l., способная годами развиваться в сапротрофном состоянии на гнилых пнях, в лесной подстилке, вызывать хронические центральные гнили корней и основания ствола старых деревьев. Однако в неблагоприятных для роста деревьев почвенно-климатических условиях этот гриб на некоторых древесных породах преодолевает барьер водонасыщения заболонной древесины, вызывая гибель преимущественно молодых ослабленных деревьев с неустойчивым водным балансом (Негрукский, 1973).

Поскольку проявления паразитизма и сама реализация паразитических свойств ксилотрофных грибов зависят от конкретных природно-климатических условий и состава древесных пород, существенны региональные особенности состава и активности фитопатогенных ксилотрофных грибов (Научные основы..., 1992; Арефьев, 2010). Ниже приводится их обзор по древесным породам, распространенным

на равнинной части Западной Сибири, по многолетним наблюдениям на территории Тюменской области.

Лиственница *Larix sibirica* распространена главным образом в криолитозоне региона, а в северной лесотундре остается единственным видом деревьев (Комплексное районирование..., 1980). По мере увеличения толщины сезонно-талого слоя почвы ее участие в лесном покрове уменьшается: уже в средней тайге лиственничники встречаются эпизодически, чаще в западной, примыкающей к Уралу части, а также на Верхне-Тазовской возвышенности; на юге, в подтаежной зоне, лиственница встречается единично в заболоченных местопроизрастаниях близ озер. В искусственных посадках, чаще единичными деревьями или небольшими группами, лиственница распространена в населенных пунктах по всему югу региона. В силу приуроченности основных массивов лиственницы в регионе к холодным бедным почвам она чаще поражается хроническими стволовыми, нежели более опасными корневыми гнилями, что при высокой устойчивости древесины к гниению позволяет достигать ее наибольшего по сравнению с другими древесными породами региона возраста (более 500 лет).

Основной возбудитель центральных стволовых гнилей лиственницы в регионе *Porodaedalea niemelaei* M. Fisch. проникает в древесину через отмершие ветви или повреждения ствола. На крайнем севере региона этот гриб является основным деструктором древесины лиственницы, начинается развитие в относительно благоприятных автономных условиях внутри ствола и продолжается на валежнике до практически полного его разрушения (Мухин, 1993). При этом развитые базидиомы гриба выше уровня снегового покрова, как правило, не образуются, обычно они вырастают на валежнике у основания ветвей после гибели дерева. В более южных районах процесс разложения древесины в центральной коррозионной гнили лиственницы усложняется. На Верхне-Тазовской возвышенности в качестве сукцессора *P. niemelaei* отмечен *Trametopsis cervina* (Schwein.) Tomšovský (Арефьев, Елистратова, 2004), ранее наблюдавшийся на лиственнице в Якутии (Пармасто, 1967).

На возвышенностях таежной зоны Западной Сибири (Верхне-Тазовская, Белогорский материк) в качестве возбудителя комлевой деструктивной гнили лиственницы на крупных



поврежденных низовым пожаром деревьях обычен *Laetiporus montanus* Černý ex Tomšovský & Jankovský, ранее отмеченный В. А. Мухиным (1993) на Полярном Урале. В редколесьях Западной Сибири на поврежденных низовыми пожарами старых стволах лиственницы изредка встречается включенный в Красную книгу Тюменской области (2004) *Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bondartsev & Singer, возраст отдельных плодовых тел гриба достигает нескольких десятков лет. В центральных корневых и напennых гнилях в южной части региона распространен *Heterobasidion annosum* s.l., со временем обычно замещаемый проникающими с коры и подстилки возбудителями коррозионной гнили, плодовые тела которых пока не обнаружены. На обширных механических и пирогенных повреждениях ствола растущих лиственниц может поселяться *Fomitopsis pinicola*, довольно быстро вызывающий смешанную генерализованную гниль, ослабление и гибель дерева. На таких повреждениях ствола иногда развиваются *Stereum sanguinolentum* (Alb. & Schwein.) Fr., *Trichaptum laricinum* (P. Karst.) Ryvarden, вызывающие раневые заболонные гнили, не получающие большого развития на растущем дереве.

Сосна обыкновенная *Pinus silvestris* в Западной Сибири является важнейшей лесообразующей породой, широко распространенной от зоны северной тайги до лесостепи. Основная часть сосняков приурочена к верховым торфяникам и пескам, в более производительных местопроизрастаниях сосна является пирогенной породой, выступающей в качестве квази-коренной в связи с высокой частотой прохождения пожаров, характерной для региона. Сосна – основная порода, используемая в искусственном восстановлении лесов региона и в создании зеленых насаждений населенных пунктов.

Видовой состав дереворазрушающих макромицетов на сосне сравнительно беден. На заболоченных территориях корневые гнили сосны обычно не развиваются: на угнетенных деревьях распространена стволовая гниль, вызываемая *Porodaedalea pini* (Brot.) Murrill, путем проникновения инфекции часто являются язвы смоляного рака стволов сосны, весьма обильного на сосновых рьях. В лишайниково-брусничных сосняках, произрастающих на песках, нижняя часть ствола деревьев обычно имеет пожарные подсушины, нередко наслаивающиеся друг на друга. Через них в древесину проникают грибы, вызывающие деструктивные гнили,

иногда высоко поднимающиеся внутри ствола, особенно на деревьях, пораженных *P. pini*. Чаще всего возбудителем такой гнили является характерный для усохших ветвей, их опада и коры сосны гриб *Coniophora arida*, способный выступать как в качестве сукцессора первичного возбудителя центральной стволовой гнили, так и вызывать ее самостоятельно. В дождливую погоду этот гриб образует мелкие плодовые тела беловато-палевого цвета.

Еще более характерен этот вторичный возбудитель для центральных напennых гнилей, первоначально вызываемых *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. в наиболее производительных травяно-зеленомошных квази-коренных сосняках южной части региона. В лесах, растущих под Тюменью на бывших сельскохозяйственных угодьях, *H. annosum* образует небольшие очаги ослабления и усыхания сосны, активизирующиеся после низовых пожаров. Инфекция, как правило, не сопровождается образованием плодовых тел гриба, *H. annosum* распознается по характерной коррозионной гнили.

У населенных пунктов и дорог юга региона, особенно в местах прогона скота, на поврежденных корнях сосны довольно обычен *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat., вызывающий смешанную или центральную деструктивную гниль, способную проникать в ствол на небольшую высоту. На ослабленных соснах с обширными механическими и ожоговыми повреждениями ствола развивается *Fomitopsis pinicola*, вызывающий смешанную генерализованную гниль и скорую гибель дерева; иногда также развиваются *Stereum sanguinolentum*, *Trichaptum fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvarden, *Dichomitus squalens* (P. Karst.) D. A. Reid, вызывающие локальные раневые гнили. В окрестностях Тюмени на дуплах сосен на месте старых пожарных подсушин отмечен *Phlebia tremellosa* (Schr.) Nakasone & Burds. В основании стволов сосен, особенно в лесах, испытывающих антропогенное влияние, нередко отмечается эпифитно разлагающий корку *Thelephora terrestris* Ehrh.; разрастаясь на коре мелкого подроста, этот гриб может вызывать его удушение и гибель.

Сосна сибирская (кедр сибирский) *Pinus sibirica* произрастает по всей таежной зоне Западной Сибири. В гипоарктических лесах по широте биотопического диапазона – от песков до верховых торфяников – кедр сибирский приближается к сосне обыкновенной, замещая ее в биотопах этой полосы. Южнее кедр тяготеет к оптимальным

лесорастительным условиям, во влагодефицитной подтаежной зоне изредка встречается по закрайкам болот. При заготовке кедровых семян (ореха) традиционными способами происходит хроническое повреждение ствола, в результате чего на нем образуются крупные язвы – колотообоины, которые являются основным путем заражения кедр сибирского возбудителями стволовой гнили *Porodaedalea pini*, реже *P. chrysoloma* (Fr.) Fiasson & Niemelä. В спелых орехопромысловых кедровниках пораженность стволовой гнилью по числу деревьев составляет около 10 %, по мере старения древостоя она приближается к 90–100 %, сопровождается сломом деревьев в месте колотообоины.

В перестойных кедровниках южной части таежной зоны широко распространены также центральные корневые и напенные гнили, первичным возбудителем которых является *Heterobasidion annosum* s.l. Плодовых тел гриб не образует, но хорошо распознается на ветровале и пнях по характерной коррозионной гнили. На поврежденных беглыми низовыми пожарами стволах в первичную гниль в качестве сукцессора или самостоятельного возбудителя комлевых гнилей часто проникают *Postia sericeomollis*, *Serpula himantioides*, реже *Coniophora puteana* (Schumacher) P. Karst., *C. olivacea* (Fr.) P. Karst., *C. arida*. Указанные факультативные паразиты в сапротрофном состоянии присутствуют в кедровниках на коре (корке) в основании растущих стволов, на усохших ветвях и их опаде, в лесной подстилке, осуществляют глубокое разложение валежных стволов, сломленных в результате развития гнилей, прижизненно вызванных этими грибами.

Перечень грибов, эпифитно развивающихся на коре растущих деревьев кедр, включает целый ряд видов, для которых переход к паразитическому существованию внутри ствола не отмечен (*Thelephora terrestris*, *Tomentella badia* (Link) Stalpers, *Scytinostromella olivaceoalba* (Bourdot & Galzin) Ginns & M. N. L. Lefebvre и др.). В стволах кедр, имеющих обширные сухобочины вследствие удара молнии, гниль часто вызывает *Parmastomyces mollissimus* (Maire) Pouzar, также способный развиваться на сильно перегнивших древесных остатках и толстых наслоениях коры в основании крупных стволов.

В припоселковых кедровниках, исторически сформировавшихся в ходе хозяйственной деятельности населения (выборочная заготовка древесины, выпас скота и др.), состоящих из крупных деревьев с широкой кроной и отли-

чающихся наиболее высокой продуктивностью семян, распространены механические повреждения корней, через которые деревья инфицируются *Phaeolus schweinitzii*, вызывающим центральные или смешанные гнили корней и основания ствола. Выпас скота в таких кедровниках играет двойную роль: с одной стороны, он ведет к заражению кедр этим довольно опасным возбудителем, с другой – к повышению урожайности кедр в силу удобрения почвы навозом. Крупные растущие кедр могут поражаться *Neolentinus lepideus* (Fr.) Redhead & Ginns, проникающим в ствол в местах его контакта с наносами почвы (в развилках и др.) и вызывающим интенсивную гниль ядровой древесины. Ослабленные кедр со значительными повреждениями ствола поражаются *Fomitopsis pinicola*, вызывающим в таких случаях интенсивную смешанную гниль. Иногда на таких деревьях развиваются *Stereum sanguinolentum*, *Trichaptum abietinum* (Pers.) Ryvarden, локально разлагающие заболонную древесину. На корнях ослабленных деревьев кедр изредка встречается *Armillaria mellea* (Vahl) P. Kumm.

Ель сибирская *Picea sibirica* произрастает по всей таежной зоне Западной Сибири, в южной лесотундре и подтайге, однако, приуроченная к долинам рек и ручьев, значительных массивов в регионе, как правило, не образует и в целом занимает небольшие площади. В центральных стволовых гнилях ели повсеместно распространен *Porodaedalea chrysoloma*. В гипоарктической зоне этот вид осуществляет практически полный цикл разложения еловой древесины, длящийся в течение многих лет при жизни дерева и завершающийся потерей основной массы древесины валежника (Мухин, 1993).

В южной части региона в центральных корневых и напенных гнилях ели обычен *Heterobasidion parviporum* Niemelä & Korhonen, изредка образующий плодовые тела на валежнике; в наиболее производительных биотопах местами в основании растущих елей отмечается *Onnia circinata* (Fr.) P. Karst. На поврежденных низовыми пожарами стволах в качестве сукцессора или самостоятельного возбудителя комлевых гнилей присутствуют *Serpula himantioides*, *Coniophora puteana*, *C. olivacea* (Fr.) P. Karst. Характерно образование чехла из развивающейся деструктивной гнили вокруг коррозионной гнили, вызванной первичным возбудителем. Деревья со значительными повреждениями ствола поражаются *Fomitopsis pinicola*, вызывающим

интенсивную смешанную гниль, на севере региона ель поражается *Hymenochaetopsis tabacina* (Sowerby) S.H. He & Jiao Yang. Иногда на таких деревьях развиваются *Stereum sanguinolentum*, *Trichaptum abietinum* (Pers.) Ryvarden.

Пихта сибирская *Abies sibirica* произрастает в широтно-зональном диапазоне от средней тайги до подтайги Западной Сибири, однако обычно присутствует в древостоях в качестве подлеска, в наиболее производительных лесах в верхний ярус могут выходить отдельные деревья, древостои с преобладанием пихты формируются, как правило, в местах выборочных рубок. В стволовых гнилях пихты повсеместно распространен *Phellinus hartigii* (Allesch. & Schnabl) Pat., в центральных корневых и напennых гнилях – *Heterobasidion parviporum*, образующий базидиомы на погибших деревьях. Эти первичные возбудители развиваются в легкоразлагаемой пихтовой древесине довольно интенсивно, часто приводя к бурелому. На деревьях с обширными повреждениями ствола легко развиваются смешанные гнили, вызываемые *Fomitopsis pinicola*, *Trichaptum abietinum*, *Stereum sanguinolentum*.

Белые березы секции *Albae* в лесах Западной Сибири представлены двумя видами – *Betula pubescens* и *B. pendula*. Их типичные формы хорошо дифференцируются, но существует ряд переходных форм, диагностика которых в обычных условиях проблематична. Особенно полиморфна береза пушистая, иногда разделяемая на несколько отдельных видов (Махнев, 1987). На практике к *Betula pubescens* относят северные и болотные популяции березы, к березе повислой – популяции, произрастающие на суходолах южной части региона. Особенности состава дереворазрушающих грибов данных двух видов березы также определяются исходя из этого условного разделения.

В стволовых гнилях березы наиболее обычны *Inonotus obliquus* (Fr.) Pilát и *Phellinus igniarius* (L.) Quél. Первый преобладает среди ее патогенных ксилотрофов как на северном пределе распространения в лесотундре, так и в лесостепной зоне, демонстрируя известный феномен «тундростепи» (Арефьев, 2012). После гибели дерева (чаще в результате слома ветром) *Inonotus obliquus* сохраняется на древесине до 4 лет, образуя базидиомы, вклинивающиеся под корой или между годичными кольцами. К этому сроку в гнили его постепенно сменяет *Gelatoporia dichroa* (Fr.) Ginns, образующий с первичным

возбудителем-паразитом устойчивую сукцессионную пару. На живых березах плодовых тел *G. dichroa* не отмечено, однако не исключено, что мицелий его присутствует в гнили еще растущих деревьев, пораженных *Inonotus obliquus*, о чем косвенно свидетельствует плодоношение *Gelatoporia dichroa* уже в первый год после их гибели. Примечательно, что *G. dichroa* на территории Западной Сибири чрезвычайно редко развивается самостоятельно или вместе с другими ксилотрофами. Изредка в качестве сукцессора *Inonotus obliquus* выступает *Trametopsis cervina*, выше отмеченный в качестве сукцессора *Porodaedalea niemelaei* на лиственнице.

Второй многочисленный возбудитель центральной стволовой гнили березы – *Phellinus igniarius* – существенно отличается по своей экологии от *Inonotus obliquus*. Среди патогенных ксилотрофов березы *Phellinus igniarius* преобладает на всем протяжении таежной зоны, особенно в ее северной части и во влажных местопроизрастаниях. Этот вид способен осуществлять практически полное разложение древесины березы без участия сукцессоров, в условиях севера региона сохраняясь на пораженных им деревьях в течение десятков лет после их гибели.

На юге региона, на поврежденных низовыми пожарами крупных растущих стволах березы встречается *Climacodon septentrionalis* (Fr.) P. Karst., вызывающий смешанные и центральные гнили; этот гриб обычен в лесостепи Верхнего Приобья (Жуков, 1978). Изредка в южной тайге и подтайге на пожарных подсушинах крупных берез в изреженных древостоях отмечаются *Sarcodontia spumea* (Sowerby) Spirin, *Oxyporus populinus* (Schumacher) Donk, *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Murrill, на угнетенных деревьях в сомкнутых лесах – *Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson & Niemelä. На относительно богатых почвах на корнях ослабленных усыхающих и сухостойных деревьев обычен *Armillaria mellea*.

Крупные усыхающие ветви и вершины старых усыхающих берез поражаются грибами, характерными для обычного сухостоя, образующегося в конкурентной фазе онтоценогенеза березовых древостоев (*Fomitopsis betulina* (Bull.) B. K. Cui, M. L. Han & Y. C. Dai (syn: *Piptoporus betulinus* (Bull.) P. Karst.), *Daedaleopsis septentrionalis* (P. Karst.) Niemelä, на юге региона – *D. tricolor* (Bull.) Bondartsev & Singer, *Plicaturopsis crispa* (Pers.) D. A. Reid.). Сильно поврежденные стволы поражает *Fomes fomentarius*,



вызывающий интенсивную генерализованную гниль и скорую гибель дерева. На березовых пнях, дающих порослевое возобновление, развивается целый ансамбль раневых грибов – *Trametes versicolor* (L.) Lloyd, *T. ochracea* (Pers.) Gilb. & Ryvarden, *Lenzites betulinus* (L.) Fr., *Bjerkandera adusta* (Willd.) P. Karst., сохраняющийся до полного их разложения *Cerrena unicolor* (Bull.) Murrill и др.

Береза карликовая *Betula nana* произрастает в диапазоне от типичных тундр до южной тайги региона, в лесной зоне – по верховым и переходным болотам. Этот стелящийся кустарник в тундре в лучших условиях достигает длины до 2 м и возраста стволиков до 140 лет. На самых крупных старых стволиках изредка встречается *Phellinus igniarius*, однако судя по наличию характерной гнили на спилах кустарника его скрытая пораженность этим грибом в тундровой зоне достаточно высока и с возрастом приближается к 100 %. В лесной зоне размеры и возраст карликовой березы намного меньше, чем в тундре, центральные гнили стволиков случаются редко.

Ольха серая *Alnus incana* произрастает по поймам рек южной части региона до зоны средней тайги, из-за нестабильности водного режима пойм и топей возраст деревьев редко достигает 40–50 лет, после чего происходит их усыхание. На живых стволах нечасто отмечается *Phellinus igniarius*, изредка *Inonotus obliquus*, в дуплах и морозобойных трещинах – *Flammulina velutipes* (Curtis) Singer. В целом фитопатогенный путь для ольхи серой мало характерен, основная масса ее древесины разлагается сапротрофным путем: на свежем сухостое обычны *Xanthoporia radiata* (Sowerby) Tura, Zmitr., Wasser, Raats & Nevo (syn.: *Inonotus radiatus* (Sowerby) P. Karst.), на старом сухостое и валежнике – *Stereum subtomentosum* Pouzar, *Steccherinum ochraceum* (Pers.) Gray, *Xylodon flaviporus* (Berk. & M. A. Curtis ex Cooke) Riebesehl & Langer, на механически поврежденной древесине – *Trametes versicolor*.

Ольховник *Duschekia fruticosa* произрастает в диапазоне от южных кустарниковых тундр до северной тайги региона, образуя циркумполярный «ольховый пояс». В тундровой и лесотундровой зонах по таликам этот высокий кустарник формирует густые «ольховые острова», достигает возраста 100–160 лет; в лесной зоне ольховник входит в составе подлеска, более плотные его заросли приурочены к долинам рек. На растущих стволиках ольховника встречается

*Phellinus igniarius* – нечасто; на усохших стволиках обычны *Xanthoporia radiata*, *Plicatura nivea* (Fr.) P. Karst.

Лещина *Corylus avellana* произрастает в посадках 1951–1953 гг. в лесопарковой зоне г. Тюмени, интродуцент европейского происхождения. На старых растущих и усыхающих стволиках кустарника встречается *Fomitiporia punctata* (P. Karst.) Murrill, в местах выхода отмерших ветвей – *Stereum hirsutum* (Willd.) Pers., *Bjerkandera adusta*, на сухостое обычны *Xanthoporia radiata*.

Дуб черешчатый *Quercus robur* произрастает в рядовых посадках 1951–1953 гг. в лесопарковой зоне г. Тюмени, единично встречается в озеленении городов юга региона, интродуцент европейского происхождения. Поврежден зимними морозами 1979 г. На живых стволах в местах выхода отмерших сучков наиболее часто отмечается *Stereum hirsutum* (вид, близкий к *Stereum gausapatum* (Fr.) Fr. – возбудителю гнили дуба в его естественном ареале), *Bjerkandera adusta*, реже *Fomitiporia punctata*, *Phlebia tremellosa*, *Steccherinum ochraceum*, *Trametes versicolor*, *Coniophora puteana*.

Осина *Populus tremula* произрастает по всей лесной зоне региона, обычна в лесостепных колках, в лесотундре встречается единично. В спелых древостоях почти полностью поражена стволовыми гнилями, вызываемыми *Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & P. N. Borisov, реже на ослабленных деревьях – *Inocutis rheades*. Возбудители проникают в ствол через отмершие сучки, в местах выхода которых образуются плодовые тела. Сильно поврежденные крупные стволы осин поражает *Fomes fomentarius* (L.) Fr., вызывающий интенсивную генерализованную гниль и скорую гибель дерева, в основании таких стволов часто развивается *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. На пнях с порослевым возобновлением обычны *Bjerkandera adusta*, *Trametes ochracea*, на юге – *T. trogii* Berk., *T. gibbosa* (Pers.) Fr. На отмерших ветвях обычны *Schizophyllum amplum* (Lév.) Nakasone, на сухостое – *Punctularia strigosozonata* (Schwein.) P. H. B. Talbot. На корнях ослабленных усыхающих и сухостойных деревьев обычны *Armillaria mellea*.

Тополь черный *Populus nigra* произрастает в южной части региона по поймам рек до среднего течения Оби; тополь бальзамический *P. balsamifera* обычны в озеленении населенных пунктов южной части региона, интродуцент североамериканского происхождения.

Состав видов дереворазрушающих грибов у этих тополей сходен. Из-за высокой насыщенности древесины ствола водой типичные центральные гнили не образуются, при обширных повреждениях (при неумеренной обрезке, при поражении сосудов коры вентуриозом – *Venturia tremulae* Aderh.) по стволам широко распространяются *Fomes fomentarius*, *Trametes trogii*, в основании ствола – *Ganoderma applanatum*. Эти грибы глубоко проникают в древесину и в течение нескольких лет вызывают гибель деревьев. На сухостое тополей в местах выхода отмерших сучков *Trametes trogii* образует плодовые тела, напоминающие по облику сосновую губку (*Porodaedalea pini*). В качестве раневого вида обычен *Bjerkandera adusta*.

Ива на территории региона представлена большим числом видов и культурных форм. Стволовые гнили чаще наблюдаются на древовидных ивах, местных (*Salix alba*, *S. caprea*, *S. viminalis*, *S. pentandra*, *S. dasyclados* и др.) и культивируемых в озеленении городов (*S. fragilis* и др.). На старых растущих стволах обычен *Phellinus igniarius*, местами *Trametes suaveolens* (L.) Fr., иногда *Sarcodontia spumea*, *Cerioporus squamosus* (Huds.) Quél., *Laetiporus sulphureus* (чаще на иве белой). На корнях ослабленных усыхающих и сухостойных ив встречается (иногда массово) *Armillaria mellea*. На усыхающих ветвях обычно развиваются *Daedaleopsis confragosa* (Bolton) J. Schröt. и *Fomitiporia punctata*, их часто сменяет *Steccherinum ochraceum*, характерный для поздних стадий разложения древесины.

Липа *Tilia cordata* произрастает в подтаежной и южнотаежной зонах региона обычно в качестве подлесочной породы, выходит в верхний ярус и образует липняки, как правило, в местах выборочных рубок; широко используется в озеленении населенных пунктов юга региона. Отличается невысоким разнообразием ксилотрофных грибов. В городских посадках часто наблюдается генерализованное поражение поврежденных и усыхающих лип *Schizophyllum commune* Fr., иногда *Bjerkandera adusta*, быстро приводящее к гибели деревьев.

Вяз гладкий *Ulmus laevis* произрастает в рядовых посадках 1951–1953 гг. в лесопарковой зоне г. Тюмени, обычен в озеленении городов юга региона, интродуцент европейского происхождения; в последние годы сильно страдает от голландской болезни *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. В дуплах растущих деревьев отмече-

ны *Oxyporus corticola*, *Byssomerulius corium* (Pers.) Parmasto, последний проникает в ствол с усохших ветвей, на которых также обычен *Cerioporus mollis* (Sommerf.) Zmitr. & Kovalenko (syn.: *Datronia mollis* (Sommerf.) Donk).

Боярышник кроваво-красный *Crataegus sanguinea* произрастает в южной части региона в долинах рек и лесостепных колках; сорта боярышника используются в озеленении городов. На старых живых стволах и сухостое встречается *Fomitiporia punctata*, на усохших ветвях – *Hapalopilus rutilans* (Pers.) Murrill, *Plicaturopsis crispa*, на сухостое и пожарных подсушинах – *Stereum subtomentosum*, в местах механических повреждений – *Trametes versicolor*.

Кизильник блестящий *Cotoneaster lucidus* широко используется в озеленении населенных пунктов южной части региона, интродуцент южно-сибирского происхождения. На старых живых стволиках кустарника в местах выхода усохших ветвей отмечены *Fomitiporia punctata*, *Oxyporus corticola*, *Stereum hirsutum*; при обрезке массово развиваются *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*.

Кизильник черноплодный *Cotoneaster microphyllus* встречается в южной части региона в светлых лесах и на опушках. На живых стволиках плодовые тела ксилотрофных грибов не найдены, на сухих встречаются *Hapalopilus rutilans*, *Irpex lacteus* (Fr.) Fr., *Byssomerulius corium*, *Skeletocutis nivea* (Jungh.) Jean Keller, на механических повреждениях – *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*.

Рябина сибирская *Sorbus sibirica* произрастает по всей лесной зоне региона, используется в озеленении населенных пунктов, сорта рябины культивируются. На живых стволах изредка отмечается *Phellinus igniarius*, вызывающий центральную гниль; на сухостое – *Daedaleopsis septentrionalis*, *D. tricolor*; на усохших ветвях – *Irpex lacteus*, *Byssomerulius corium*, *Skeletocutis nivea*, на механических повреждениях – *Bjerkandera adusta*.

Черемуха Маака *Padus maackii* применяется в озеленении населенных пунктов южной части региона, интродуцент дальневосточного происхождения. На живых стволах в местах выхода отмерших сучков и в дуплах отмечены *Stereum hirsutum*, *Trametes versicolor*.

Черемуха обыкновенная *Padus avium* произрастает по всей лесной зоне, на севере – в пойме Оби, на юге – в лесостепных колках. На живых стволах отмечен *Phellinopsis conchata*

(Pers.) Y. C. Dai (Мухин, 1993), в местах выхода усохших ветвей – *Bjerkandera adusta*. На сухостое черемухи (как и ивы) обычны *Fomitiporia punctata*, *Daedaleopsis confragosa*, на валежнике – *Steccherinum ochraceum*. На поврежденных стволах характерен *Trametes hirsuta* (Wulfen) Lloyd.

Яблоня ягодная *Malus baccata* широко используется в озеленении населенных пунктов южной части региона, натурализующийся интродуцент южно-сибирского происхождения. На стволах живых деревьев изредка встречаются *Phellinus igniarius*, *Inonotus obliquus*, в дуплах и трещинах – *Ceriporus squamosus*, *Flammulina velutipes*. Наблюдается генерализованное поражение поврежденных (при неумеренной обрезке) и усыхающих стволов *Trametes versicolor*, реже *Bjerkandera adusta*, быстро приводящее к гибели деревьев.

Карагана древовидная *Caragana arborescens* широко используется в озеленении населенных пунктов южной части региона, интродуцент с естественным распространением по югу Урала и Сибири. На старых живых стволах отмечены *Steccherinum ochraceum*, *Oxyporus corticola* (Fr.) Ryvarden, *Fomitiporia punctata*, *Coniophora puteana*. На сухостое развиваются *Irpex lacteus*, *Skeletocutis nivea*, *Xylodon flaviporus*, при обрезке – *Cylindrobasidium evolvens* (Fr.) Jülich, *Schizophyllum commune*.

Клен ясенелистный *Acer negundo* широко представлен в озеленении населенных пунктов южной части региона, натурализующийся интродуцент североамериканского происхождения. На живых стволах изредка встречаются *Oxyporus populinus*, *Phellinus igniarius*, в дуплах и трещинах – *Oxyporus corticola*, *Flammulina velutipes*, на усохших ветвях – *Irpex lacteus*; при обрезке обычны *Bjerkandera adusta*, *Cylindrobasidium evolvens*, *Trametes trogii*, *T. gibbosa*, в основании стволов – *Ganoderma applanatum*.

Крушина ломкая *Frangula alnus* произрастает в лесах южной части региона, подлесочная порода, изредка используется в озеленении. На живых и усохших стволах встречается характерный для кустарников *Fomitiporia punctata*.

Ясень пенсильванский *Fraxinus pennsylvanica* произрастает в рядовых посадках 1951–1953 гг. в лесопарковой зоне г. Тюмени, используется в озеленении населенных пунктов южной части региона, интродуцент североамериканского происхождения. На живых стволах и сухостое обычны *Stereum hirsutum*, *Steccherinum ochraceum*, *Fomitiporia punctata*; при обрезке – *Trametes versicolor*.

Сирень обыкновенная *Syringa vulgaris* широко используется в озеленении населенных пунктов южной части региона, интродуцент балканского происхождения. На старых живых стволах в дуплах и местах выхода усохших сучков обычны *Stereum hirsutum*, *Steccherinum ochraceum*, *Fomitiporia punctata*, реже *Phlebia tremellosa*, *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*. На живых стволиках сирени венгерской – *S. josikaea* – ксилотрофные патогены не отмечены.

Бархат амурский *Phellodendron amurense* произрастает в посадках 1951–1953 гг. в лесопарковой зоне г. Тюмени, интродуцент дальневосточного происхождения, страдает от заморозков. Отмечено генерализованное поражение поврежденных и усыхающих деревьев *Schizophyllum commune*. На сухостое развивается *Fomitiporia punctata*, в раневых гнилях – *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor*.

Бузина сибирская *Sambucus sibirica* произрастает в южной части региона до зоны средней тайги. Светолюбивый кустарник, встречается чаще по опушкам, в старых парках, на кладбищах. На живых стволах в дуплах и местах выхода усохших ветвей обычен *Steccherinum ochraceum*, вызываемая им центральная гниль распространяется по всей длине ствола.

Калина обыкновенная *Viburnum opulus* произрастает в сырых лесах южной части региона, подлесочная порода, культивируется, изредка используется в озеленении. На живых и усохших стволах калины отмечен характерный для кустарников *Fomitiporia punctata*.

Жимолость татарская *Lonicera tatarica* изредка произрастает по опушкам на юге региона, используется в озеленении городов. На живых и усохших стволиках отмечен характерный для кустарников *Fomitiporia punctata*.

Таким образом, наиболее специализированные виды патогенных ксилотрофных грибов, вызывающие хронические центральные гнили (*Phellinus*, *Porodaedalea*, *Inonotus*, *Inocutis*, *Heterobasidion*, *Phaeolus*, *Fomitopsis officinalis*, *Onnia leporina*, *Climacodon septentrionalis*), характерны прежде всего для местных лесообразующих древесных пород. При этом у хвойных Западной Сибири широко распространено замещение первичных центральных коррозионных гнилей (особенно напенных, вызываемых корневой губкой *Heterobasidion* spp.) вторичными гнилями, вызываемыми факультативными паразитами из числа грибов, развивающихся на трудноразлагаемых лигно-



целлюлозах корки деревьев и древесных остатков лесной подстилки. Такие грибы (*Postia sericeomollis*, *Serpula himantoides*, *Coniophora arida*, *C. puteana* и др.) способны проникать в первичную гниль через ожоговые раны и прочие повреждения ствола и образовывать вокруг нее оболочку из продуцируемой ими деструктивной гнили, в дальнейшем продолжая развитие центральной гнили растущего дерева самостоятельно. В центральных гнилях лиственных пород подобное замещение также в ряде случаев отмечается, но, например, в характерной для березы сукцессионной смене *Inonotus obliquus* – *Gelatoporia dichroa* вид-сукцессор не проявляет собственной патогенной активности.

На кустарниках специализированные виды ксилотрофных патогенов отмечаются, главным образом, в северной части региона (например, *Phellinus igniarius* на карликовой березе в тундровой зоне). На юге региона хронические центральные гнили кустарников часто вызывает в целом характерный для этой жизненной формы древесных растений *Fomitiporia punctata*, способный развиваться в очень широком трофическом диапазоне. Также типичным возбудителем центральных гнилей кустарников является *Steccherinum ochraceum*, характерный для поздних стадий разложения древесины лиственных пород, иногда встречающийся и на хвойных. Хотя данный вид вызывает коррозионную гниль, по своим качествам он близок к названным выше факультативным паразитам хвойных, вызывающих вторичные деструктивные гнили.

Специализированные ксилотрофные патогены отмечены только у практически натурализовавшихся интродуцентов (яблоня ягодная, клен ясенелистный). У прочих интродуцентов и культурных форм (как древесных, так и кустарниковых) возбудителями центральных хронических гнилей чаще всего являются те же грибы, что вызывают такие гнили у местных кустарников (*Fomitiporia punctata*, *Steccherinum ochraceum*). Кроме того, в качестве возбудителей центральных гнилей интродуцентов выступают обычные в Западной Сибири ранево-рудеральные виды ксилотрофных грибов – *Stereum hirsutum*, *Bjerkandera adusta*, *Trametes versicolor* и др., что особенно характерно для интродуцентов с наиболее отдаленными естественными ареалами (западноевропейским, дальневосточным, североамериканским).

Очевидно, большинство древесных интродуцентов не имеет достаточных адаптаций для существования в условиях Западной Сибири и не проявляет устойчивости к раневым ксилотрофным грибам, особенно многочисленным в городах и их окрестностях. Привнесение интродуцентами свойственных им в естественном ареале видов патогенных ксилотрофных грибов не отмечено, хотя в ряде случаев наблюдается преимущественное поражение интродуцентов видами местной микофлоры, близкими к специфическим возбудителям их центральных гнилей (*Stereum hirsutum* вместо *S. gaussapatum* на дубе черешчатом, *Oxyporus corticola* вместо *O. populinus* на клене ясенелистном). Таким образом, в Западной Сибири наблюдаются как широко распространенные и типично протекающие гнилевые болезни древесных пород, так и региональные особенности видового состава их возбудителей и патогенеза, связанные с составом древесной флоры, климатом и другими факторами.

Работа выполнена согласно плану НИР ТюмНЦ СО РАН на 2018–2020 гг., проект № 0371-2018-0032.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арефьев С. П. Консортивные связи ксилотрофных грибов с сосной сибирской // Экология. 1993. № 2. С. 85–88.
- Арефьев С. П. Система афиллофороидных грибов в зеркале экологии // Мусена. 2003. N 3. Р. 4–46.
- Арефьев С. П. Системный анализ биоты дерево-разрушающих грибов. Новосибирск: Наука, 2010. 260 с.
- Арефьев С. П. Западно-сибирская ксиломикологическая шкала как инструмент экологических оценок (на примере феномена забайкальской «тундростепи») // Человек и Север: Антропология, археология, экология: Материалы Всерос. науч. конф. (г. Тюмень, 26–30 марта 2012 г.). Тюмень: ИПОС СО РАН, 2012. Вып. 2. С. 328–332.
- Арефьев С. П. Ксилотрофные грибы – возбудители гнилевых болезней кедров сибирского в среднетаежном Прииртышье // Микология и фитопатология. 1991. Т. 20, вып. 5. С. 419–425.
- Арефьев С. П., Елистратова Т. М. Дереворазрушающие грибы Верхне-Тазовского заповедника (бассейн р. Ратта) // ЯНАО. Научный вестник. Вып. 2 (13). Природа Верхне-Тазовского заповедника. Салехард, 2004. С. 38–51.
- Жуков А. М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 248 с.

Змитрович И. В. Филогенез и адаптациогенез полипоровых грибов (семейство *Polyporaceae* s. str.): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2017. 61 с.

Каратыгин И. В. Козволюция грибов и растений // Труды Бот. ин-та РАН. Вып. 9. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 119 с.

Комплексное районирование лесов Тюменской области: Методические рекомендации / Сост. Е. П. Смолоногов, А. М. Вегерин. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 88 с.

Красная книга Тюменской области. Екатеринбург: Изд-во Уральского ун-та, 2004. 496 с.

Махнев А. К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секций *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.

Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам / В. Г. Стороженко, М. А. Бондарцева, В. А. Соловьев, В. И. Крутов. М.: Наука, 1992. 221 с.

Негрусский С. Ф. Корневая губка. М.: Лесная промышленность, 1973. 200 с.

Пармasto Э. Х. Трутовые грибы севера Советского Союза // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 4. С. 280–286.

Рабинович М. Л., Болобова А.В., Кондращенко В. И. Теоретические основы биотехнологии древесных композитов. Кн. 1. Древесина и разрушающие ее грибы. М.: Наука, 2001. 264 с.

Рипачек Р. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная промышленность, 1967. 276 с.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 184 с.

---

---

## ТРУТОВЫЕ И КОРТИЦИОИДНЫЕ ГРИБЫ ЦЕНТРАЛЬНО-ЛЕСНОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ПРИРОДНОГО БИОСФЕРНОГО ЗАПОВЕДНИКА

И. А. Винер, А. В. Кураков

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,  
viner.ilya@gmail.com, kurakov57@mail.ru*

### Введение

Ксилобионтные (трутовые и кортициоидные) грибы играют ключевую роль в разложении древесных остатков и тем самым в поддержании круговорота биофильных элементов в лесных ценозах. Это различные по таксономической принадлежности и трофической специализации организмы – сапротрофы, некротрофы, биотрофы и микоризообразователи (Cooke, 1980; Stokland et al., 2013). Разнообразие и особенности состава трутовых и кортициоидных грибов зависят от видовой принадлежности древесных пород, разной доступности древесины к колонизации и разложению (Renvall, 1995).

Существенными факторами, влияющими на состав и деструктивную активность этих грибов, являются размерный класс древесных остатков, плотность их распределения и пространственное расположение, возраст лесного ценоза (Renvall, 1995; Berglund et al., 2011; Abrego, Salcedo, 2013). Деворазрушающие грибы чувствительны к характеру ведения лесного хозяйства. Интенсивное ведение лесозаготовок, изъятие из биогеоценоза древесных остатков значительно снижает разнообразие ксилобионтных грибов. Это происходит как вследствие прямого уменьшения объема доступного субстрата, так и благодаря изменениям микроклиматических условий в биогеоценозах (Юпина, 1987; Бондарцева и др., 1994; Küffer, Senn-Irlet, 2005). Фрагментация лесных массивов вследствие рубок или иных техногенных и природных воздействий сказывается на грибном сообществе на не затронутых рубками соседних участках леса (Стороженко и др., 1992; Neilmann-Clausen, Christensen, 2003).

Разные виды ксилобионтных грибов имеют неодинаковые способности распространения и размножения спорами (Norros et al., 2012).

В первую очередь это сказывается на видах, у которых споры распространяются на небольшие расстояния, одновременно другие грибы получают конкурентные преимущества для заселения свободной экониши.

Определить или исключить влияние многих из указанных факторов часто непросто. Поэтому особую ценность имеет изучение сообществ трутовых и кортициоидных грибов на территории крупных ненарушенных лесных массивов, но они сохранились преимущественно в северных областях Европейской России. Представленная работа проведена в Центральном-Лесном государственном природном биосферном заповеднике (ЦЛГПБЗ), который является эталоном первичного биогеоценотического покрова обширной области центральной части Русской равнины.

Южнотаежные ельники, смешанные и мелколиственные леса на месте вывалов, пожаров, застарания лугов и вырубков в буферной зоне заповедника, сосняки и ольшаники на заболоченных и пойменных территориях представляют его лесные экосистемы. Для старовозрастных лесов характерны большие площади ветровальных участков – последствия ураганов (<http://www.clgz.ru>; Смирнова, Шапошников, 1999). Это позволило не только охарактеризовать состав данных грибов в разнообразных лесах – на ветровальных участках и давно заброшенных сельхозугодьях, в зрелых ельниках, но и допустить ситуацию, когда на формирование грибных сообществ не влияли такие факторы, как хозяйственная деятельность, удаление древесных остатков, фрагментация лесного массива из-за рубок.

Целью исследования было охарактеризовать видовое разнообразие и встречаемость трутовых и кортициоидных грибов в лесных биогеоценозах, распространенных в южнотаежной зоне европейской части России.



## Материалы и методы

Сбор плодовых тел трутовых и кортициоидных грибов проводили в течение полевых сезонов 2009–2016 гг. в южном лесничестве ЦЛГПБЗ (Нелидовский район, Тверская область). Были выбраны площадки (каждая примерно по 1 га), представляющие собой фитоценозы вторичной сукцессии на месте сельхозугодий: 1) зарастающий около 25 лет лес (береза, ольха, ива, ель), ранее был длительно косимым лугом, 2) смешанный лес (береза, ольха, ель, клен), возраст которого 60–70 лет (ранее на этом месте было поле, затем луг) и 3) зрелый ельник-кисличник (возраст не менее 110–120 лет) и на ветровальных участках разного возраста: 4) смешанный лес по ветровалу 1996 г., ельники – по ветровалам 1960 и 1987 гг. и зрелый ельник-зеленомошник с примесью осины по ветровалу 1990-х гг.

Молодой и средневозрастный смешанные леса и зрелый ельник неморальный кисличный представляют последовательный ряд типичной вторичной сукцессии по залежам в южной тайге на суглинистых почвах (Кураков и др., 2017). В сукцессионном ряду постепенно возрастает роль ели (*Picea abies*), увеличиваются запасы ее древесины и валежа, количество крупноразмерного и сильно разложившегося валежа. Растет видовое богатство подроста и подлеска, древостоя, достигая максимального разнообразия в средневозрастном лесу, меняется его состав.

В подлеске молодого смешанного леса присутствуют светлюбивые виды ив (*Salix myrsinifolia*, *S. aurita*). Под пологом средневозрастного смешанного леса они представлены преимущественно ольхой серой (*Alnus incana*), черемухой обыкновенной (*Padus avium*), кроме того, здесь значительна численность рябины (*Sorbus aucuparia*). С невысоким участием присутствует комплекс типичных лесных кустарников (*Corylus avellana*, *Viburnum opulus*, *Lonicera xylosteum* и др.). В зрелом неморально-кисличном ельнике подлесок сформирован из типичных лесных видов (*Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum*, *Daphne mezereum* и ряда других).

Молодой лес и зрелый ельник имеют близкое видовое богатство травяно-кустарничкового яруса, 36 и 34 вида, соответственно, но их состав сильно различается. Высокое разнообразие растений этого яруса в молодом лесу обусловлено сосуществованием луговых, опушечных и лесных видов. Число видов травяно-кустарничкового яруса в средневозрастном смешанном лесу

снижается до 20. Травяно-кустарничковый ярус ельника имеет высокое видовое богатство благодаря большому разнообразию неморальных и бореальных видов. Видовое богатство древесных пород и древостоя меняется иным образом, достигает максимальных значений в средневозрастном смешанном лесу (12 и 6 видов) и затем немного уменьшается в ельнике (10 и 3 вида, соответственно). Общее число видов растений снижается при переходе от молодого леса (43) к 70-летнему смешанному лесу (32 вида) и снова увеличивается в 110-летнем ельнике неморально-кисличном (44 вида).

В каждом типе леса обследовали валеж, его длина превышала 1 м и 5 см в диаметре, живые и сухостойные деревья на присутствие ксилобионтных грибов с трутовыми и кортициоидными базидиомами. Встречаемость видов оценивали по четырехбалльной шкале, где 0 – отсутствие вида, 1 балл – от 1 до 3 обнаружений плодовых тел, 2 балла – от 4 до 6 и 3 балла – более 6 обнаружений плодовых тел на площадке. Плодовые тела, определение которых вызывало затруднение в полевых условиях, были собраны для последующей идентификации с использованием светового микроскопа и приготовлением препаратов с 5 % КОН, реактивом Мельцера (IKI) и красителем хлопковым голубым (CB).

Образцы плодовых тел размещены в фунгарии кружка юных натуралистов зоомузея МГУ имени М. В. Ломоносова. Таксономическая номенклатура грибов дана согласно публичной базе данных *Index fungorum*, за исключением родов *Phellinus*, *Hyphodontia*, *Hyphoderma* и *Postia*, которые приведены в их консервативном понимании крупных таксонов (табл. 1). Полноту выявления видов трутовых и кортициоидных грибов определяли на основе расчета коэффициента Тюринга, указывающего на то, какой процент видов, обитающих на данной территории, был найден исследователем (Леонтьев, 2008).

## Результаты и обсуждение

**Видовое разнообразие.** В заповеднике выявлено 263 вида трутовых и кортициоидных грибов, из них 114 трутовых, 142 кортициоидных вида, 2 дакримицета и 5 видов дрожалковых грибов. 103 вида являются новыми для него, а 2 кортициоидных вида – *Tubulicrinopsis ellipsospora* Kotir., Hjortstam & M. Kulju и *Basidiobolus radians* (Rick) P. Roberts – впервые обнаружены в РФ. Обследованы преимущест-

венно леса и ветровалы южного лесничества и значительно хуже верховые болота, поймы рек и сосняки. Поэтому можно ожидать новые находки этих грибов в заповеднике. Полноту выявленного видового богатства трутовых и кортициоидных грибов в ЦЛГПБЗ отражает значение коэффициента Тюринга, равное 0,68. Оно указывает, что разнообразие трутовых и кортициоидных грибов на этой территории составляет приблизительно 385–390 видов.

Это свидетельствует о необходимости дальнейшего изучения их видового богатства в заповеднике. Слабо изучена биота не только трутовых и кортициоидных, но и других грибов в центральной и северной части заповедника. Вместе с тем фитоценозы южного лесничества обследованы довольно хорошо, на относительно ограниченной территории выявлено более половины трутовых и кортициоидных от общего числа известных в Тверской области.

Т а б л и ц а 1

**ВИДОВОЙ СОСТАВ И ВСТРЕЧАЕМОСТЬ (В БАЛЛАХ) ТРУТОВЫХ И КОРТИЦИОИДНЫХ ГРИБОВ НА РАЗНЫХ СУБСТРАТАХ И В ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ, ФОРМИРУЮЩИХСЯ ПО ЗАБРОШЕННЫМ АГРОУГОДЬЯМ И ВЕТРОВАЛЬНЫМ УЧАСТКАМ**

Вид	Плодовое тело	Субстрат	Лесные ценозы						
			по агроугодьям			по ветровалам			
			1	2	3	4	5	6	7
<i>Amphinema byssoides</i> (Pers.) J. Erikss.	к	МДЛ, <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i> , мхи	0	2	0	1	2	2	1
* <i>Amylocorticium cebennense</i> (Bourdot) Pouzar	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	1	0
<i>A. subincarnatum</i> (Peck) Pouzar	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	1	1	0
<i>A. subsulphureum</i> (P. Karst.) Pouzar	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
* <i>Amylocystis lapponica</i> (Romell) Bondartsev & Singer	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	2	2	3	2	2
* <i>Amylostereum chailletii</i> (Pers. : Fr.) Boidin	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	1	0
* <i>Antrodia heteromorpha</i> (Fr. : Fr.) Donk	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
* <i>A. macra</i> (Sommerf.) Niemelä	т	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>A. piceata</i> K. Runnel, V. Spirin & J. Vlasák	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	1	1	2
<i>A. serialis</i> (Fr.) Donk	т	МД <i>P. abies</i>	0	2	3	3	3	3	3
<i>A. sinuosa</i> (Fr.) P. Karst.	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	1	1	2	3	2
* <i>A. xantha</i> (Fr. : Fr.) Ryvarden	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	2	2	0
* <i>Antrodiella citrinella</i> Niemelä & Ryvarden	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>A. faginea</i> Vampola & Pouzar	т	МДЛ, <i>P. tremula</i>	1	1	0	0	1	1	1
<i>A. foliaceodontata</i> (Nikol.) Gilb. & Ryvarden	т	МД <i>P. tremula</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>A. pallescens</i> (Pilát) Niemela & Miettinen	т	МДЛ	1	2	2	0	0	0	0
<i>A. romellii</i> (Donk) Niemelä	т	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
* <i>Aphanobasidium pseudotsugae</i> (Burt) Boid. & Gilles	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Aporpium macroporum</i> Niemelä, Spirin & Miettinen	т	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Asterodon ferruginosus</i> Pat.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	1	0	1
* <i>Athelia decipiens</i> (Hohn. & Litsch.) J. Erikss.	к	МДЛ, <i>B. pendula</i> , <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	1	3	2	3	2	2	1
<i>A. epiphylla</i> Pers.	к	МДЛ, <i>B. pendula</i>	2	0	1	0	1	1	0
<i>Athelopsis glaucina</i> (Bourdot & Galzin) Oberw. ex Parmasto	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	1
* <i>Athelopsis subinconspicua</i> (Litsch.) Julich	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	1	0
<i>Auricularia mesenterica</i> (Dicks.) Pers.	д	МДЛ	0	1	0	0	1	1	1
* <i>Basidioidendron cinereum</i> (Bourdot & Galzin) Luck-Allen	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	0	0
* <i>B. eyrei</i> (Wakef.) Luck-Allen	к	МД лиственных	0	0	1	0	0	0	0

<i>*B. radians</i> (Rick) P. Roberts	к	МДЛ	0	0	1	0	0	0	0
<i>Basidioradulum radula</i> (Fr.) Nobles	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst.	т	МДЛ <i>P. tremula</i>	3	3	2	2	2	2	3
<i>*B. fumosa</i> (Pers. : Fr.) P. Karst.	т	МДЛ <i>P. tremula</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Boidinia furfuracea</i> (Bres.) Stalpers & Hjortstam	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	1	1	0
<i>*Botryobasidium aureum</i> Parmasto	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>*B. candicans</i> J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	0	1	1	2	2	0
<i>*B. conspersum</i> J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	0	1	0
<i>B. intertextum</i> (Schwein.) Jülich & Stalpers	к	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
<i>*B. isabellinum</i> (Fr.) D.P. Rogers	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	0	3	1	2	2	2
<i>B. laeve</i> (J. Erikss.) Parmasto	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>*B. medium</i> J. Erikss.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	3	0	0	0	0
<i>B. obtusisporum</i> J. Erikss.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	2	1	2	2	1
<i>*B. subcoronatum</i> (Hohn. & Litsch.) Donk	к	МДЛ <i>B. pendula</i> , <i>P. abies</i>	3	3	3	2	3	3	2
<i>*B. vagum</i> (Berk. & M.A. Curtis) D.P. Rogers	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	3	2	2	2	1
<i>*Ceraceomyces microsporus</i> K.H. Larss.	к	МДЛ	0	0	1	1	0	0	0
<i>C. tessulatus</i> (Cooke) Jülich	к	МДЛ	0	0	1	1	0	0	0
<i>*C. violascens</i> (Fr. : Fr.) Jülich	к	МД <i>P. abies</i>	0	1	1	0	0	0	0
<i>Ceriporia excelsa</i> (S. Lundell) Parmasto	т	МДЛ	0	1	1	1	0	0	0
<i>*Ceriporia</i> sp.	т	МДЛ	0	1	0	0	0	0	0
<i>Ceriporiopsis aneirina</i> (Sommerf. : Fr.) Domański	т	МД <i>P. tremula</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>*C. consobrina</i> (Bres.) Ryvarden	т	МДЛ	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. mucida</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden	т	МДЛ	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. subvermispora</i> (Pilát) Gilb. & Ryvarden	т	МД <i>B. pendula</i> , <i>P. abies</i>	0	0	0	2	1	0	0
<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill	т	МДЛ	3	3	2	1	2	2	2
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.) Pouzar	к	МДЛ	2	1	0	1	0	0	0
<i>Cinereomyces lindbladii</i> (Berk.) Jülich	т	МДЛ <i>P. abies</i>	0	1	0	2	0	0	1
<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	2	2	0
<i>Conferticium ochraceum</i> (Fr. : Fr.) Hallenb.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst.	к	МД <i>P. abies</i>	0	1	1	1	3	3	2
<i>C. olivacea</i> (Pers. : Fr.) P. Karst.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	2	2	2	0
<i>C. puteana</i> (Schumach.) P. Karst.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	2	2	0
<i>*Cristinia helvetica</i> (Pers.) Parmasto	к	МДЛ	0	0	0	1	1	1	1
<i>*Crustoderma dryinum</i> (Berk. & M.A. Curtis) Parmasto	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	3	0	2	2	0
<i>Cytidia salicina</i> (Fr.) Burt	к	Живые ветви <i>S. caprea</i>	1	2	1	0	0	0	0
<i>Dacrymyces chrysospermus</i> Berk. & M.A. Curtis	дак	МДЛ	0	1	0	0	0	0	0
<i>*Dacryobolus sudans</i> (Fr.) Fr.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt.	т	МДЛ	3	3	3	3	1	1	1
<i>D. septentrionalis</i> (P. Karst.) Niemelä	т	МД <i>B. pendula</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>*Daedaleopsis tricolor</i> (Bull.) Bondartsev & Singer	т	МДЛ	0	3	1	1	1	1	1
<i>Datronia mollis</i> (Sommerf.) Donk	т	МД <i>P. tremula</i>	1	2	0	1	2	2	2
<i>Dentipellis fragilis</i> (Pers.: Fr.) Donk	к	МДЛ	0	0	1	0	0	0	1
<i>*Dichostereum boreale</i> (Pouzar) Ginns & M.N.L.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	2	2	2	2	0
<i>Exidia glandulosa</i> (Bull.) Fr.	д	МДЛ	1	1	0	0	0	0	0



Вид	Плодовое тело	Субстрат	Лесные ценозы						
			по агрогодьям			по ветровалам			
			1	2	3	4	5	6	7
<i>*E. pithya</i> (Alb. & Schwein. : Fr.) Fr.	д	МД <i>P. abies</i>	0	1	3	3	3	3	2
<i>*Exidiopsis umbrina</i> (D.P. Rogers) Wojewoda	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>*Fibricium lapponicum</i> J. Erikss.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>*F. rude</i> (P. Karst.) Jülich	к	МДЛ	0	0	1	0	0	0	1
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	т	МиЖД <i>B. pendula</i>	3	3	3	3	3	3	3
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw. : Fr.) P. Karst.	т	МиЖДЛ <i>P. abies</i>	3	3	3	2	3	3	3
<i>F. rosea</i> (Alb. & Schwein.) P. Karst.	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	3	3	3	3	3
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	т	МДЛ <i>T. cordata</i>	3	3	3	3	3	3	3
<i>G. lucidum</i> (Curtis : Fr.) P. Karst.	т	МиЖДЛ	0	1	0	1	0	0	1
<i>Gloeocystidiellum porosum</i> (Berk. & M.A. Curtis) Donk	к	МДЛ <i>P. abies</i>	1	0	0	0	0	0	0
<i>Gloeopeniophorella convolvens</i> (P. Karst.) Boidin, Lanq. & Gilles	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	1	2	1	3	1	1	1
<i>Gloeophyllum abietinum</i> (Bull. : Fr.) P. Karst.	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>G. odoratum</i> (Wulfen : Fr.) Imazeki	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	1	1	2	2	2
<i>G. sepiarium</i> (Wulfen : Fr.) P. Karst.	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	1	2	3	3	3
<i>Gloeoporus dichrous</i> (Fr.) Bres.	т	МД <i>B. pendula</i>	0	2	1	1	1	1	1
<i>G. pannocinctus</i> (Romell) J. Erikss.	т	МДЛ	0	1	1	0	0	0	0
<i>Gloiodon strigosus</i> (Sw.) P. Karst.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Gloiothele citrina</i> (Pers.) Ginns & G.W. Freeman	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	2	3	1	0	0	0
<i>Guepinopsis buccina</i> (Pers.) L.L. Kenn.	дак	МДЛ	0	0	0	0	0	0	1
<i>Hapalopilus nidulans</i> (Fr.) P. Karst.	т	МД <i>P. tremula</i>	2	2	1	1	1	1	1
<i>Hericium coralloides</i> (Scop. : Fr.) Pers.	к	МДЛ <i>B. pendula</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Heterobasidion annosum</i> (Fr.) Bref.	т	МиЖДЛ	0	1	0	0	0	0	1
<i>H. parviporum</i> Niemelä & Korhonen	т	МиЖД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	2	2	1
<i>Hymenochaete tabacina</i> (Sowerby) Lev.	к	МДЛ	2	2	2	1	1	1	1
<i>*Hyphoderma argillaceum</i> (Bres.) Donk	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	2	0	1	1	1	1
<i>H. cremealbum</i> (Höhn. & Litsch.) Jülich	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>H. litschaueri</i> (Burt) J. Erikss. & A. Strid	к	МДЛ <i>B. pendula</i> , <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	1	0	2	1	0	0	1
<i>*H. setigerum</i> (Fr.) Donk	к	МДЛ <i>B. pendula</i> , <i>P. tremula</i>	3	0	0	1	3	3	1
<i>*Hyphodontia alutacea</i> (Fr.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	0	2	1	2	2	2
<i>*H. alutaria</i> (Burt) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	1	2	3	2	2	2
<i>*H. aspera</i> (Fr.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	3	3	3	1	1	1
<i>H. barba-jovis</i> (Bull.) J. Erikss.	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	3	0	0	0
<i>*H. breviseta</i> (P. Karst.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	1	3	1	2	2	1
<i>*H. bugellensis</i> (Ces.) J. Erikss.	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>*H. cineracea</i> (Bourdot & Galzin) J. Erikss. & Hjortstam	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>H. crustosa</i> (Pers.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>*H. flavipora</i> (Berk. & M.A. Curtis ex Cooke) Sheng H. Wu	к	МД <i>B. pendula</i>	0	0	0	1	1	1	0
<i>*H. pallidula</i> (Bres.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	1	0	1	3	3	1
<i>H. paradoxa</i> (Schräd.) Langer & Vesterh.	к	МДЛ	1	1	0	0	1	1	1

<i>*H. spathulata</i> (Schr.) Parmasto	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>*H. subalutacea</i> (P. Karst.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. tremula</i>	0	1	1	1	2	2	2
<i>*Hypochnicium cremicolor</i> (Bres.) H. Nilsson & Hallenb.	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>*H. lundellii</i> (Bourdot) J. Erikss.	к	МДЛ	0	0	1	0	0	0	0
<i>*H. subrigescens</i> Boidin	к	МДЛ	0	0	1	0	0	0	1
<i>H. vellereum</i> (Ellis & Cragin) Parmasto	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>*H. wakefieldiae</i> (Bres.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	1	1	1	2	1
<i>Inonotus obliquus</i> (Ach. ex Pers.) Pilát	т	МиЖД <i>A. incana</i> , <i>B. pendula</i>	1	3	3	3	2	2	1
<i>I. radiatus</i> (Sowerby) P. Karst.	т	МДЛ	1	2	1	1	1	1	1
<i>I. rheades</i> (Pers.) P. Karst.	т	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	0	0	0	1
<i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb. : Fr.) P. Karst.	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	2	1	0	0
<i>Junghuhnia collabens</i> (Fr.) Ryvarden	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	2	2	1
<i>J. lacera</i> (P. Karst.) Niemelä & Kinnunen	т	МД <i>P. tremula</i>	0	1	0	0	1	0	1
<i>J. luteoalba</i> (P. Karst.) Ryvarden	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	1	0
<i>J. nitida</i> (Pers. : Fr.) Ryvarden	т	МД <i>A. incana</i> , <i>P. tremula</i>	0	1	0	1	0	0	0
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull. : Fr.) Murrill coll.	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Laxitextum bicolor</i> (Pers. : Fr.) Lentz	к	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
<i>Lenzites betulina</i> (L.) Fr.	т	МД <i>B. pendula</i>	3	3	1	1	1	1	1
<i>*Leptoporus mollis</i> (Pers. : Fr.) Quél.	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	2	0
<i>*Leptosporomyces galzinii</i> (Bourdot) Jülich	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	1	0
<i>Leucogyrophana mollusca</i> (Fr.) Pouzar	к	МД <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	3	2	2	2	1
<i>L. romellii</i> Ginns	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>*Metulodontia nivea</i> (P. Karst.) Parmasto	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>*Mucronella calva</i> (Alb. & Schwein.) Fr.	к	МД <i>P. abies</i>	0	1	2	1	2	2	2
<i>Oliveonia fibrillosa</i> (Burt) Donk	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Ryvarden	т	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	2	1	1	0	0
<i>O. populinus</i> (Schumach.) Donk	т	МиЖДЛ, <i>P. tremula</i>	1	3	1	1	2	2	2
<i>*Paullicorticium</i> sp.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>Peniophora rufa</i> (Fr.) Boidin	к	МДЛ	1	1	0	0	0	0	0
<i>*Peniophorella pallida</i> (Bres.) K.H. Larss.	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	1	3	1	3	3	3
<i>*P. praetermissa</i> (P. Karst.) K.H. Larss.	к	МД <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	3	2	3	3	3
<i>*P. pubera</i> (Fr.) P. Karst.	к	МДЛ <i>B. pendula</i> , <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	3	1	2	2	2	2	2
<i>*Perenniporia medulla-panis</i> (Jacq. : Fr.) Donk	т	МД <i>T. cordata</i> , <i>B. pendula</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>P. subacida</i> (Peck) Donk	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	2	2	1
<i>*Phanerochaete laevis</i> (Pers. : Fr.) J. Erikss. & Ryvarden	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>*Phanerochaete sordida</i> (P. Karst.) J. Erikss. & Ryvarden	к	МДЛ, <i>P. abies</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>Phellinus abietis</i> (P. Karst.) Jahn	т	МиЖД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	1	0
<i>P. conchatus</i> (Pers.) Quél.	т	ЖД <i>S. alix</i> sp.	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. ferrugineofuscus</i> (P. Karst.) Bourdot & Galzin	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	3	3	3	3	3
<i>P. ferruginosus</i> (Schr.) Pat.	т	МД <i>B. pendula</i>	1	0	0	0	0	0	0

Продолжение табл. 1

Вид	Плодовое тело	Субстрат	Лесные ценозы						
			по агроугодьям			по ветровалам			
			1	2	3	4	5	6	7
<i>P. ignarius</i> (L.) Quél.	т	МиЖД <i>S. alix</i> sp.	0	1	0	0	0	0	0
* <i>P. laevigatus</i> (Fr.) Bourdot & Galzin	т	МД <i>B. pendula</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>P. lundellii</i> Niemelä	т	МиЖД <i>B. pendula</i>	0	1	0	1	0	0	0
<i>P. nigricans</i> (Fr.) P. Karst.	т	МиЖД <i>B. pendula</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>P. nigrolimitatus</i> (Romell) Bourdot & Galzin	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	2	3	3	3	3
<i>P. populicola</i> Niemelä	т	МиЖД <i>P. tremula</i>	0	0	1	2	1	1	1
<i>P. punctatus</i> (P. Karst.) Pilat	т	МДЛ	1	2	1	2	1	1	2
<i>P. tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev & P.N. Borisov	т	МиЖД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	2	1	1
<i>P. viticola</i> (Schwein. in Fr.) Donk	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	2	1	2	1
* <i>Phlebia firma</i> J. Erikss. & Hjortstam	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>P. gigantea</i> (Fr. : Fr.) Donk	к	МД <i>P. abies</i>	1	0	1	1	3	3	1
* <i>P. lilascens</i> (Bourdot) J. Erikss. & Hjortstam	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	1	0
<i>P. livida</i> (Pers. : Fr.) Bres.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	1	0
* <i>P. mellea</i> Overh.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	2	2	2	2	1
<i>P. radiata</i> Fr.	к	МиЖДЛ <i>P. tremula</i>	0	1	2	1	0	0	1
<i>P. rufa</i> (Pers.) M.P. Christ.	к	МДЛ	0	0	1	0	0	0	0
* <i>P. subulata</i> J. Erikss. & Hjortstam	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
<i>P. tremellosa</i> (Schrad.) Nakasone & Burds.	к	МД <i>P. tremula</i>	1	3	1	2	2	1	1
* <i>Phlebiella borealis</i> K.H. Larss. & Hjortstam	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
* <i>P. fibrillosa</i> (Hallenb.) K.H. Larss. & Hjortstam	к	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
<i>P. sp.</i>	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>P. sulphurea</i> (Pers. : Fr.) Ginns & M.N.L. Lefebvre	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	2	3	2	2	1
<i>Physisporinus sanguinolentus</i> (Alb. & Schwein. : Fr.) Pilát	т	МДЛ	0	1	0	1	0	0	0
* <i>Piloderma byssinum</i> (P. Karst.) Jülich	к	МДЛ	0	0	0	0	1	1	0
<i>P. fallax</i> (Lib.) Stalpers	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	3	0	0	1
<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst.	т	МиЖД <i>B. pendula</i>	2	3	3	3	2	1	1
<i>Plicatura nivea</i> (Fr.) P. Karst.	к	МД <i>B. pendula</i> , <i>P. tremula</i>	1	2	0	0	0	0	0
<i>Polyporus badius</i> (Pers.) Schwein.	т	МДЛ	0	0	1	1	0	0	0
<i>P. brumalis</i> (Pers.) Fr.	т	МДЛ	1	0	1	0	0	0	0
<i>P. ciliatus</i> Fr.	т	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
* <i>P. squamosus</i> (Huds.) Fr.	т	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
<i>P. tuberaster</i> (Jacq. ex Pers.) Fr.	т	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
* <i>P. varius</i> Pers. : Fr.	т	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Postia alni</i> Niemelä & Vampola	т	МДЛ	1	2	1	1	1	1	1
<i>P. caesia</i> (Schrad.) P. Karst.	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	1	1	3	3	2
<i>P. fragilis</i> (Fr.) Jülich	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	2	2	2
* <i>P. lateritia</i> Renvall	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
<i>P. stiptica</i> (Pers.) Jülich	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	1
<i>P. tephroleuca</i> (Fr.) Jülich	т	МДЛ <i>P. abies</i>	2	1	1	2	3	3	3
<i>P. guttulata</i> (Sacc.) Jülich	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>P. leucomallella</i> (Murrill) Jülich	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0



* <i>P. ptychogaster</i> (F. Ludw.) Vesterh.	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
* <i>P. rennyi</i> (Berk. & Broome) Rajchenb.	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
* <i>P. romellii</i> M. Pieri & B. Rivoire	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	1	0
* <i>P. sericeomollis</i> (Romell) Jülich	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	1	0
<i>Pseudohydnum gelatinosum</i> (Scop. : Fr.) P. Karst.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Pseudomerulius aureus</i> (Fr.) Jülich	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Punctularia strigosozonata</i> (Schwein.) Talbot	к	МД <i>P. tremula</i>	0	1	1	0	0	0	0
* <i>Pycnoporellus alboluteus</i> (Ellis & Everh.) Kotl. & Pouzar	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Pycnoporellus fulgens</i> (Fr.) Donk	т	МДЛ, <i>P. abies</i>	0	1	1	1	1	2	1
<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> (Jacq.) P. Karst.	т	МД <i>B. pendula</i>	1	0	0	0	0	0	0
* <i>Repetobasidium mirificum</i> J. Erikss.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
* <i>Resinicium bicolor</i> (Alb. & Schwein. : Fr.) Parmasto	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	3	1	3	3	3	3
* <i>R. furfuraceum</i> (Bres.) Parmasto	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	1	0
<i>Rhodonía placenta</i> (Fr.) Niemelä, K.H. Larss. & Schigel	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	1	0
<i>Rigidoporus crocatus</i> (Pat.) Ryvarden	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	0	0	0	0	0
* <i>Sarcoporia polyspora</i> P. Karst.	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	1	1	1
* <i>Scopuloides rimosa</i> (Cooke) Jülich	к	МДЛ	0	1	1	0	0	0	0
<i>Scytinostroma galactinum</i> (Fr.) Donk	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	0	2	0	0	0	0
<i>Serpula himantoides</i> (Fr. : Fr.) P. Karst.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	1	0
<i>Sidera lenis</i> (P. Karst.) Miettinen	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
* <i>S. vulgaris</i> (Fr.) Miettinen	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
* <i>Sistotrema brinkmannii</i> (Bres.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	2	0	0	0	0
<i>S. raduloides</i> (P. Karst.) Donk	к	МД <i>P. tremula</i>	0	1	1	0	0	0	0
* <i>S. resinicystidium</i> Hallenb.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	0	1	0
* <i>Sistotremastrum suecicum</i> Litsch. ex J. Erikss.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	0	0
<i>Skeletocutis amorpha</i> (Fr.) Kotl. & Pouzar	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	2	0
<i>S. brevispora</i> Niemelä	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>S. kuehneri</i> A. David	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	1	0
<i>S. nivea</i> (Jungh.) Jean Keller	т	МДЛ <i>C. avellana</i>	2	1	1	2	1	1	1
* <i>S. odora</i> (Sacc.) Ginns	т	МД <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	1	1	1	1	1
<i>S. papyracea</i> A. David	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	1	0	0	1
<i>Spongiporus undosus</i> (Peck) A. David	т	МД <i>P. abies</i>	1	1	1	2	2	1	2
<i>Steccherinum fimbriatum</i> (Pers.) J. Erikss.	к	МДЛ <i>B. pendula</i> , <i>P. tremula</i>	1	0	1	1	0	0	0
* <i>S. murashkinskyi</i> (Burt) Maas Geest.	к	МДЛ	0	2	0	0	0	0	0
* <i>Stereum gausapatum</i> (Fr.) Fr.	к	МДЛ	0	1	1	1	1	1	1
<i>S. hirsutum</i> (Willd.) Pers.	к	МДЛ <i>P. tremula</i>	3	3	2	2	2	2	3
<i>S. rugosum</i> Pers. : Fr.	к	МДЛ	2	2	0	0	0	0	0
<i>S. sanguinolentum</i> (Alb. & Schwein. : Fr.) Fr.	к	МиЖДЛ <i>P. abies</i>	0	0	1	2	2	2	1
<i>S. subtomentosum</i> Pouzar	к	МДЛ	3	3	2	2	2	2	2
* <i>Thanatephorus fusisporus</i> (J. Schröt.) P. Roberts & Hauerslev	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	1	0
<i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr.	т	МиЖДЛ <i>P. tremula</i>	0	2	1	1	1	1	1
<i>T. hirsuta</i> (Wulfen) Lloyd	т	МДЛ	0	2	1	1	1	1	1
<i>T. ochracea</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden	т	МДЛ	1	2	1	1	1	1	1

Вид	Плодовое тело	Субстрат	Лесные ценозы						
			по агроудьям			по ветровалам			
			1	2	3	4	5	6	7
<i>T. pubescens</i> (Schumach. : Fr.) Pilát	т	МДЛ <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>T. trogii</i> Berk.	т	МДЛ	0	2	0	1	0	0	0
<i>T. versicolor</i> (L.) Lloyd	т	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	1	1	1
* <i>Trechispora</i> cf. <i>minima</i> K.H. Larss.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>T. cohaerens</i> (Schwein.) Julich & Stalpers	к	МД <i>B. pendula</i> , <i>P. abies</i>	1	0	1	1	0	0	0
* <i>T. farinacea</i> (Pers. : Fr.) Liberta	к	МДЛ <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	1	3	1	1	1
* <i>T. hymenocystis</i> (Berk. & Broome) K.H. Larss.	т	МД <i>P. abies</i> , <i>P. tremula</i>	0	0	2	3	1	2	1
<i>T. subsphaerospora</i> (Litsch.) Liberta	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Tremella foliacea</i> Pers.	д	МДЛ	0	0	0	0	0	0	1
<i>T. mesenterica</i> Retz.	д	МДЛ	0	1	0	1	0	1	0
<i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks. : Fr.) Ryvarden	т	МД <i>P. abies</i>	0	1	3	3	3	3	3
<i>T. biforme</i> (Fr.) Ryvarden	т	МД <i>B. pendula</i>	2	3	1	1	2	2	1
<i>T. fuscoviolaceum</i> (Ehrenb. : Fr.) Ryvarden	т	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	1	2	0
* <i>Tubulicrinis accedens</i> (Bourdot & Galzin) Donk	к	МД <i>P. abies</i>	0	1	1	0	0	0	0
* <i>T. borealis</i> J. Erikss.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
* <i>T. calothrix</i> (Pat.) Donk	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>T. glebulosus</i> (Bres.) Donk	к	МДЛ	0	0	0	0	0	1	0
* <i>T. propinquus</i> (Bourdot & Galzin) Donk	к	МД <i>P. abies</i>	0	1	0	0	0	0	0
* <i>T. strangulatus</i> K.H. Larss. & Hjortstam	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	2	0	0	1	0
* <i>T. subulatus</i> (Bourdot & Galzin) Donk	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
* <i>Tubulicrinopsis ellipsospora</i> Kotir., Hjortstam & M. Kulju	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	0	1	0	0
* <i>Tulasnella eichleriana</i> Bres.	к	МДЛ	0	0	0	1	0	0	0
* <i>T. violea</i> (Quél.) Bourdot & Galzin	к	МДЛ	0	1	1	0	0	0	0
<i>Tylospora asterophora</i> (Bonord.) Donk	к	МД <i>P. tremula</i>	0	0	0	1	0	0	1
<i>T. fibrillosa</i> (Burt) Donk	к	МДЛ <i>P. abies</i>	0	0	1	0	0	0	0
<i>Tyromyces fissilis</i> (Berk. & M.A. Curtis) Donk	т	Живая древесина <i>P. tremula</i>	0	1	0	0	0	0	0
<i>T. kmetii</i> (Bres.) Bondartsev & Singer	т	МДЛ	0	1	0	0	0	0	0
* <i>Vararia racemosa</i> (Burt) Rog. & H.S. Jacks.	к	МД <i>P. abies</i>	0	0	0	1	0	0	0
<i>Vuilleminia comedens</i> (Nees. : Fr.) Maire	к	МДЛ	0	1	0	0	0	0	0

П р и м е ч а н и е. \* Виды, впервые обнаруженные в ЦЛГПБЗ; тип плодового тела: к – кортициодный, т – трутовый, д – дрожалковый, дак – дакримицет; субстрат: – М – мертвая, Ж – живая, Л – листовые, Д – древесина, породы деревьев – *Alnus incana* – *A. incana*, *Betula pendula* – *B. pendula*, *Corylus avellana* – *C. avellana*, *Picea abies* – *P. abies*, *Populus tremula* – *P. tremula*, *Salix caprea* – *S. caprea*, *Tilia cordata* – *T. cordata*; лесные ценозы: – 1 – молодой смешанный лес, 2 – средневозрастный смешанный лес, 3 – ельник зрелый неморально-кисличный, 4 – смешанный лес по ветровалу 1996 г., 5 – ельник по ветровалу 1980-х гг., 6 – ельник по ветровалу 1960-х гг., 7 – ельник зрелый зеленомошник по ветровалу 1990-х гг.

**Таксономическая структура.** 263 вида трутовых и кортициодных грибов, обнаруженных в лесах заповедника, относятся к 114 родам, 48 семействам, 14 порядкам и 3 классам отдела *Basidiomycota*. Лидирующее положение по видовому богатству занимают порядки *Polyporales* – 118 и *Hymenochetales* –

51 вид, что составляет, соответственно, 45 и 19 % от общего числа выявленных в ЦЛГПБЗ видов. Значительный вклад вносят представители *Russulales* (22 вида, 8,3 % от общего числа), *Cantharellales* (18 видов, 6,8 %). К этим четырем порядкам относятся 209 видов (79,5 % от общего числа). Меньшим чис-

лом видов представлены порядки *Atheliales* (10), *Auriculariales* (9), *Amylocorticiales* (7), *Boletales* (7), *Trechisporales* (6), *Corticiales* (3), *Gloeophyllales* (3), и доля каждого из них в общем числе видов – в диапазоне 1,1–3,8 %. Низкая видовая насыщенность этих порядков обусловлена и тем, что к ним, как известно, относится сравнительно небольшое число видов.

198 видов (75 % их общего количества) принадлежат к 13 семействам. Среди них наиболее богатыми по числу видов являются семейства *Polyporaceae* – 49, *Meruliaceae* – 32, *Hymenochaetaceae* – 18, *Fomitopsidaceae* – 17, *Schizoporaceae* – 16, *Phanerochaetaceae* – 12 видов. Число семейств, которые представлены только одним видом, – 15. Средняя видовая насыщенность семейств трутовых и кортициоидных грибов в ЦЛГПБЗ составляет 5,6.

К родам с высокой видовой насыщенностью относятся *Hyphodontia* и *Phellinus*, к ним отнесено по 13 видов, а также рода *Postia* и *Botryobasidium*, с 12 и 10 видами. Их вклад в общее видовое разнообразие составляет 18 %. 63 рода содержат по одному виду, что суммарно достигает 24 % от общего числа. Среднее значение коэффициента видовой насыщенности родов трутовых и кортициоидных грибов в ЦЛГПБЗ составляет 2,3, что в целом соответствует работам, проведенным в других регионах (Лосицкая, 1999; Косолапов, 2008; Волобуев, 2015). Таксономическая структура биоты трутовых и кортициоидных грибов ЦЛГПБЗ сходна с таковой в лесах Нижегородской, Орловской, Ленинградской областей, которые расположены относительно недалеко и хорошо обследованы (Спирин, 2003; Волобуев, 2015).

**Трофические группы.** Трутовые и кортициоидные грибы по трофической специализации можно разделить на сапротрофы, некротрофы, биотрофы и микоризообразователи (Cooke, Whipps, 1980). Многие представители этих грибов могут менять трофическую ориентацию в жизненном цикле, например, с некротрофного на сапротрофный. Такие виды известны среди родов *Chondrostereum*, *Fomitopsis*, *Heterobasidion*, *Onnia*, *Stereum*, *Trametes* и ряда других. Они продолжают сапротрофный образ жизни после гибели дерева – первичного субстрата (Kotiranta et al., 2009).

Подавляющее большинство видов (233 вида, или 88,6 %) трутовых и кортициоидных грибов, выявленных в заповеднике, принадлежат к сапротрофам на древесине. Парази-

тов среди них выявлено немного – 19 видов, 17 из них факультативные паразиты. К данной группе относятся *Chondrostereum purpureum*, *Heterobasidion annosum*, *H. parviporum*, *Oxyporus populinus*, *Piptoporus betulinus*, многие виды рода *Phellinus*. Стоит особо отметить, что такие опасные патогены древесных растений, как представители рода *Heterobasidion*, встречались на лиственных деревьях и елях во всех типах леса, кроме самого молодого смешанного леса. Обнаруживали их редко, что свидетельствует об устойчивости как зрелых ельников, так и смешанных лесов заповедника к поражению корневой губкой и другими паразитами древесных пород. То есть ситуация кардинально отличается от часто складывающейся в лесопосадках (Hodges, 1999).

Микоризообразователи из афиллофороидных грибов, такие, как *Hyphoderma argillaceum*, родов *Piloderma*, *Tylospora* и ряда других были обнаружены во всех типах леса. Значительно разнообразнее их состав в зрелых типах леса, доля микоризообразующих видов в них не опускается ниже 6,4 %, а в смешанном средневозрастном и молодом лесе – 3,9 и 2 %, соответственно. Это указывает на возрастание роли микоризообразователей из афиллофороидных грибов при сукцессии.

Для грибов родов с малозаметными плодовыми телами – *Aphanobasidium*, *Tubulicrinopsis*, *Leptosporomyces*, растущих на средне- и сильноразложившейся древесине, трофический статус до конца невыяснен. Помимо ксилотрофии, они, возможно, могут быть микоризообразователями или гумусовыми сапротрофами.

В особую группу объединяют виды, называемые последователями, которые приурочены к древесине, ранее колонизированной строго определенными видами грибов предшественников (Niemelä et al., 1995). Виды-последователи могут быть не только сапротрофами (ксилотрофами), но и факультативными паразитами грибов. Из трутовых грибов в лесных ценозах заповедника нами отмечено 12 видов-последователей – *Antrodiella citrinella*, *A. faginea*, *A. foliaceodentata*, *A. pallescens*, *A. romellii*, *Junghuhnia collabens*, *Pycnoporellus fulgens*, *Skeletocutis kuehneri*, *Gelatoporia pannocincta*, *Gloeoporus dichrous*, *Trechispora mollusca* и *Hericium corraloides*.

Биотрофы из трутовых и кортициоидных представлены гетеробазидиальными дрожалковыми грибами, облигатно паразитирующими на ксилобионтных грибах. Обнаружено ограниченное число видов этой группы – *Tremella*



*foliacea* и *T. mesenterica*, но так как работа не была в достаточной мере ориентирована на их выявление, можно уверенно полагать, их видовое богатство в ЦЛГПБЗ гораздо больше.

**Древесный субстрат.** Известна приуроченность видов трутовых и кортициоидных грибов к хвойным и лиственным породам деревьев и их валежу. Одни виды заселяют преимущественно хвойный субстрат, другие – лиственный, но есть также виды, которые могут встречаться на обоих типах субстрата с одинаковой частотой, и виды, которые практически всегда обитают только на деревьях определенного рода, *Phellinus abietis* на елях или *Piptoporus betulinus* на березах.

Среди афиллофороидных грибов, выявленных в ЦЛГПБЗ, на обоих типах субстрата встретилось 39 трутовых и кортициоидных грибов, или 14,8 % от общего числа их видов. К ним относятся как сапротрофы, так и факультативные паразиты. *Trametes pubescens* впервые обнаружен нами на еловом бревне, по данным литературы, его до этого находили исключительно на лиственных деревьях. Этот факт иллюстрирует определенную условность классификаций трутовых и кортициоидных грибов как специалистов в использовании какого-то определенного субстрата (Мухин, 1993). 108 видов (41,1 % от их общего числа) обнаруживали только на хвойных породах, а 116 видов (44,1 %) – на лиственных. С елью было ассоциировано наибольшее число видов трутовых и кортициоидных грибов, что ожидаемо для темнохвойной тайги с преобладанием ельников.

**Грибы белой и бурой гнили.** Грибы белой гнили доминируют по числу видов по сравнению с грибами бурой гнили среди трутовых и кортициоидных видов лесных ценозов заповедника. К ним относятся 184 вида, или 70 % от общего числа видов. На долю бурогнильных видов приходилось 49 видов, что составляет 18,6 % от общего числа видов. Полученные данные близки к приводимым в работах Лосяцкой (1999), Косолапова (2008) и Волобуева (2015) для Республики Карелия, Коми и Орловской области, соответственно. На ели доля грибов бурой гнили достигала больших значений – 22,7 %, что также согласуется с данными других исследователей (Мухин, 1993; Лосяцкая, 1999; Спирин, 2003; Косолапов, 2008; Власенко, 2009; Бухарова, 2013).

**Трутовые и кортициоидные грибы в сукцессиях по агроудьям и на ветровалах.** Обследованные нами разновозрастные лесные ценозы (от молодого леса до зрелого ельника), сформиро-

вавшиеся на заброшенных сельскохозяйственных угодьях и ветровалах, соединены друг с другом сплошным массивом леса с крайне низкой антропогенной нагрузкой, т. е. иллюстрируют эталонные вторичные сукцессии в южнотаяжных лесах на суглинистых почвах.

Во всех фитоценозах чаще всего встречали *Fomitopsis pinicola*, *Ganoderma applanatum* и *Fomes fomentarius* – виды, типичные для лесов южной тайги, несколько реже обнаруживали *Cytidia salicina*, *Dichostereum boreale*, *Phlebia mellea*, *Pseudochaete tabacina*, *Stereum hirsutum*. Среди ведущих родов трутовых и кортициоидных грибов в лесах заповедника встречаются как типично бореальные – *Antrodia*, *Phlebia* и *Postia*, так и неморальные – *Antrodiella*, *Hypochnicium*.

В молодом лесу на значительной части сухостойных стволов присутствовали плодовые тела широко распространенных в таежной зоне видов *Botryobasidium subcoronatum*, *Chondrostereum purpureum*, *Daedaleopsis confragosa*, *Hyphoderma setigerum* и *Peniophorella pubera*. Для средневозрастного смешанного леса, в котором доминировала береза, характерными были *Athelia decipiens*, *Bjerkandera adusta*, *Botryobasidium subcoronatum*, *Cerrena unicolor*, *Daedaleopsis confragosa*, *Phellinus igniarius*, *Piptoporus betulinus*, *Resinicium bicolor*, *Xylodon asperus*. Во всех ельниках и ветровалах выявлены виды, известные как индикаторы старовозрастного ненарушенного леса – *Amylocystis lapponica*, *Fomitopsis rosea*, *Phellinus ferrugineofuscus*, *Ph. nigrolimitatus*, *Ph. viticola*, *Phlebia mellea*, *Junghuhnia collabens*, *Pycnoporellus fulgens* (Kotiranta, Niemelä, 1996). В ельниках и ветровалах обнаружены виды, образующие связи друг с другом как предшественник и последователь, а именно *Pycnoporellus fulgens* с *Fomitopsis pinicola* и *Junghuhnia collabens* с *Phellinus ferrugineofuscus*. Такие пары видов характерны для сформировавшихся лесных сообществ (Niemelä et al., 1995), где создаются стабильные благоприятные условия для сосуществования видов, зависимых друг от друга. Большинство видов, встреченных только один раз, приходились именно на лесные ценозы по ветровалам, что, видимо, было обусловлено большим запасом в них разных по породам и размерности древесных остатков.

Выявлены различия в составе и числе видов, вызывающих белую и бурую гниль древесины, в фитоценозах сукцессии. Было отмечено повы-

шение доли видов грибов, вызывающих бурую гниль в ельниках и фитоценозах на ветровалах (0,18–0,28), против 0,1 и 0,17 в молодом лесу и средневозрастном смешанном лесу, соответственно. Это согласуется с тем, что на хвойных породах выше доля видов, вызывающих бурую гниль, чем на лиственных деревьях. Доля микоризообразователей среди трутовых и кортициоидных видов также была выше в ельниках по агрогодью и на ветровалах (0,06–0,09) против (0,02 и 0,04) в молодом и средневозрастном смешанном лесах, соответственно.

В ходе вторичных сукцессий растет видовое богатство трутовых и кортициоидных грибов. Если в молодом смешанном лесу по заброшенному лугу их было 50 видов, то в средневозрастном лесу возросло до 102 видов, а в ельниках и лесных ценозах на ветровалах уже на порядок больше – от 107 до 160 видов. Максимальное богатство видов этой группы грибов, ключевых древоразрушающих организмов, в ельниках и ветровалах объясняется наличием большего количества разнообразного валежа, в том числе крупноразмерного, что нехарактерно для более ранних стадий сукцессии. В ельнике объем крупного валежа составил порядка 115 м<sup>3</sup>/га, в средневозрастном смешанном лесу – около 20 м<sup>3</sup>/га, а в молодом лесу – 5 м<sup>3</sup>/га, причем древесные остатки были представлены мелкими ветками.

В молодом лесу древесные остатки (березы и ивы козьей) характеризуются 1–2-й стадиями разложения, а ветки ольхи серой – и 3-й, и 4-й стадиями разложения. В средневозрастном лесу древесные остатки козьей ивы и ольхи находятся от 1-й до 5-й стадий разложения, а березы и рябины – 1–4-й стадии. Большинство же валежа в смешанном средневозрастном лесу характеризуется 3–4-й стадиями разложения. В зрелом ельнике древесные остатки находятся на всех стадиях разложения – от 1-й до 5-й. Причем достаточно близкие количества валежа имеются на разных стадиях, а валеж осины и ели доминирует по объему.

Различия в составе и встречаемости афиллофороидных грибов в обследованных типах леса отражает расчет коэффициентов Сёренсена-Чекановского. Между молодым и средневозрастным смешанным лесами он составляет для биоты этих грибов 0,51, для молодого леса и зрелого ельника по агрогодьям – только 0,36. Довольно высоких значений он достигает для афиллофороидных грибов зрелых ельников по агрогодью и ветровалу – 0,68. Большие значения коэффи-

циентов Сёренсена-Чекановского (0,62–0,85) подтверждают обнаруженное сходство сообществ этих грибов в лесных ценозах по ветровальным участкам разного возраста.

Микобиота молодого и средневозрастного смешанного леса занимает базальное положение по отношению к микобиоте еловых лесов и ветровалов. Низкое сходство в составе трутовых и кортициоидных грибов между зрелым ельником и более молодыми смешанными типами леса, видимо, вызвано коренными изменениями в нем состава валежа. В зрелых ельниках и в лесных ценозах на ветровалах сформировался запас крупноразмерного елового валежа, позволяющего расти видам, приуроченным к хвойным: *Amylocystis lapponica*, *Phellinus ferrugineofuscus*, *Phellinus nigrolimitatus*, *Phellinus viticola*, *Junghuhnia collabens*, *Antrodia serialis*, *Postia caesia*. Биота трутовых и кортициоидных грибов лесов начальной, промежуточной и предклимаксовой стадий сукцессии, также достаточно сильно различается вследствие изменения запасов и разнообразия мертвой древесины. Состав микобиоты в фитоценозах сукцессии, начавшейся на заброшенных сельскохозяйственных землях, кардинально разнится от такового в сукцессии, начавшейся после ветровала. В первом случае валеж практически отсутствует, и большая часть видов ксилобионтных грибов заносится из прилежащих лесов, во втором же случае остаются не только виды – сапротрофы, но и виды – факультативные паразиты, которые могут еще несколько лет продуцировать споры и заражать оставшиеся живые деревья.

### Заключение

В лесных ценозах Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника выявлено 263 вида трутовых и кортициоидных грибов, из них 114 трутовых, 142 кортициоидных вида, 2 дакримицета и 5 видов дрожалковых грибов. 103 вида являются новыми для заповедника, а 2 кортициоидных вида – *Tubulicrinopsis ellipsospora* Kotir., Hjortstam & M. Kulju и *Basidioidendron radians* (Rick) P. Roberts – впервые обнаружены в РФ. Полноту выявленного видового богатства этих грибов отражает значение коэффициента Тюринга, равное 0,68, которое указывает, что разнообразие трутовых и кортициоидных грибов на этой территории составляет приблизительно 385–390 видов.

Лидирующее положение по видовому богатству занимают порядки *Polyporales* – 118 и *Hymenochetales* – 51 вид, что составляет, соответственно, 45 и 19 % от общего числа выявленных в ЦЛГПБЗ видов. Значительный вклад вносят представители *Russulales* (22 вида, 8,3 % от общего числа), *Cantharellales* (18 видов, 6,8 %). К этим четырем порядкам относятся 209 видов (79,5 % от общего числа). Меньшим числом видов представлены порядки *Atheliales* (10), *Auriculariales* (9), *Amylocorticiales* (7), *Boletales* (7), *Trechisporales* (6), *Corticiales* (3), *Gloeophyllales* (3). К родам с высокой видовой насыщенностью относятся *Hyphodontia* и *Phellinus*, к ним отнесено по 13 видов, а также рода *Postia* и *Botryobasidium*, с 12 и 10 видами. Их вклад в общее видовое разнообразие составляет 18 %. 63 рода содержат по одному виду, что суммарно достигает 24 % от общего числа. Среднее значение коэффициента видовой насыщенности родов трутовых и кортициодных грибов в ЦЛГПБЗ составляет 2,3.

Только на хвойных породах обнаружено 108 видов, на лиственных – 116, на обоих типах субстрата – 39 видов трутовых и кортициодных грибов. С елью было ассоциировано наибольшее число видов, что ожидаемо для темнохвойной тайги с преобладанием ельников.

Подавляющее большинство видов (233 вида, или 88,6 %) трутовых и кортициодных грибов, выявленных в заповеднике, принадлежат к сапротрофам на древесине. Паразитов среди них выявлено немного – 19 видов, 17 из них факультативные паразиты. Опасные патогены древесных растений, такие, как представители рода *Heterobasidion*, встречались на лиственных деревьях и елях во всех типах леса, кроме самого молодого смешанного леса. Обнаруживали их редко, что свидетельствует об устойчивости как зрелых ельников, так и смешанных лесов заповедника к поражению корневой губкой и другими паразитами древесных пород.

Грибы белой гнили преобладают (184 вида) среди трутовых и кортициодных видов лесных ценозов заповедника, к бурогнильным видам относились 49 видов.

При сукцессии фитоценозов от зарастающих лугов через молодые и средневозрастные смешанные леса к зрелым ельникам происходит закономерная смена сообщества трутовых и кортициодных грибов. Она выражается в снижении выраженного доминирования небольшого числа видов (*Botryobasidium*

*subcoronatum*, *Chondrostereum purpureum*, *Daedaleopsis confragosa* и некоторых других), что наблюдается в молодом смешанном лесу, к росту числа видов.

Ближе к климаксовой стадии происходит увеличение тех видов, которые приурочены к хвойным, старовозрастным и ненарушенным лесам, что обусловлено разнообразием и спецификой древесных субстратов и стабилизацией видовой структуры ельника-кисличника.

Обнаружено возрастание роли микоризообразователей из афиллофороидных грибов при сукцессии.

Разнообразие трутовых и кортициодных грибов последовательно увеличивается от молодого к средневозрастному смешанному лесу и максимальных значений достигает в зрелых ельниках, сформировавшихся на агрогодьях, но еще более высокое их разнообразие в зрелых ельниках на ветровальных участках.

## Литература

- Бондарцева М. А., Лосицкая В. М., Свищ Л. Г. Влияние антропогенного фактора на распространение афиллофоровых грибов. Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. Всерос. конф. М., 1994. С. 10–11.
- Бухарова Н. В. Афиллофороидные грибы государственного природного заповедника «Бастак»: Дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2013. С. 211.
- Власенко В. А. Особенности субстратной специализации дереворазрушающих афиллофороидных грибов в сосновых лесах правобережья Верхнего Приобья // Сиб. экол. журн. 2009. Т. 16, № 6. С. 949–955.
- Волобуев С. В. Афиллофороидные грибы Орловской области: таксономический состав, распространение, экология. СПб.: Изд-во «Лань», 2015. 304 с.
- Косолапов Д. А. Афиллофороидные грибы среднеэтажных лесов Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 232 с.
- Кураков А. В., Винер И. А., Воронина Е. Ю. и др. Изменения в составе и разнообразии грибной биоты при вторичной постагрогенной сукцессии в подзоне южной тайги / В сб.: Вклад заповедной системы в сохранение биоразнообразия и устойчивое развитие: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. уч., посв. 85-летию организации Центрально-Лесного гос. природн. биосферн. заповедника и 100-летию заповедной системы России. Псковская обл., Великие Луки: ООО «Великолукская Городская Типография», 2017. С. 293–302.
- Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии: учебное пособие / Д. В. Леонтьев; Мин-во образования и науки Украины. Харьков, 2008. 110 с.



Лосицкая В. М. Афиллофороидные грибы Республики Карелия: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. С. 213.

Мухин В. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. 231 с.

Смирнова О. В., Шапошников Е. С. Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия СПб.: РБО, 1999. 548 с.

Спирин В. А. Афиллофоровые грибы Нижегородской области: видовой состав и особенности экологии: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2003. 274 с.

Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьев В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 220 с.

Юпина Г. А. Дереворазрушающие грибы антропогенных территорий // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 224–225.

Abrego N., Salcedo I. Variety of woody debris as the factor influencing wood-inhabiting fungal richness and assemblages: is it a question of quantity or quality? // For. Ecol. Manage. 2013. Vol. 291. P. 377–385.

Berglund H., Hottola J., Penttilä R., Siitonen J. Linking substrate and habitat requirements of wood-inhabiting fungi to their regional extinction vulnerability // Ecography. 2011. Vol. 34, N 5. P. 864–875.

Cooke R. C., Whipps J. M. The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants // Biol. Rev. 1980. Vol. 55, N 3. P. 341–362.

Heilmann-Clausen J., Christensen M. Fungal diversity on decaying beech logs-implications for sustainable forestry // Biodiversity & Conservation 2003. Vol. 12, N 5. P. 953–973.

Hodges C. S. *Heterobasidion annosum*. Biology, Ecology, Impact and Control // Plant Pathol. 1999. Vol. 48, N 4. P. 564–565.

Küffer N., Senn-Irlet B. Influence of forest management on the species richness and composition of wood-inhabiting basidiomycetes in Swiss forests // Biodiversity & Conservation, 2005. Vol. 14, N 10. P. 2419–2435.

Kotiranta H., Niemelä T. Uhanalaiset käävät. Suomesa. Threatened polypores in Finland. 2nd ed. Suomen Ympäristökeskus & Edita, Helsinki. 1996. 184 p.

Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytövuori I. Aphyllophoroid fungi of Finland: A check-list with ecology, distribution, and threat categories (Norrlinia 19). Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History: Helsinki, 2009.

Niemelä T., Renvall P., Penttilä R. Interactions of fungi at late stages of wood decomposition // Ann. Bot. Fen., 1995. P. 141–152.

Norros V., Penttilä R., Suominen M., Ovaskainen O. Dispersal may limit the occurrence of specialist wood decay fungi already at small spatial scales // Oikos 2012. Vol. 121, N 6. P. 961–974.

Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // Karstenia 1995. Vol. 35. P. 1–51.

Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G., Woodall C. W. Biodiversity in Dead Wood. Cambridge Univ. Press, 2013.

---

## КСИЛОТРОФНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ КАК ОБЪЕКТ БИОТЕХНОЛОГИЙ: ДОСТИЖЕНИЯ, ПЕРСПЕКТИВЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

Л. В. Гарибова

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, garibLV@yandex.ru

Ксилотрофные базидиомицеты (*Basidiomycota*), составляющие неотъемлемый компонент лесной экосистемы, в последние три десятилетия вызывают повышенный интерес биотехнологов. Если раньше, в 80–90-е годы прошлого столетия, в прикладном аспекте они интересовали биотехнологов в основном как источники ферментов – деструкторов лигноцеллюлозных субстратов для решения проблемы утилизации отходов сельского хозяйства и лесопереработки, то в настоящее время интерес к ним значительно изменился, хотя исследования в этом направлении продолжают (Решетникова, 1997; Сашенкова, 2005; Ильина, 2009; Ильин и др., 2017а, б; Ильина и др., 2017а, б). Как перспективное направление рассматривается получение с помощью ксилотрофных базидиомицетов биоэтанола как высокоэнергетического биотоплива, сырьем для получения которого является лигноцеллюлоза (Сергеева и др., 2008; Феофилова, Мысякина, 2016; Кожевникова и др., 2017). В качестве перспективных ксилотрофов, способных к конверсии лигноцеллюлозного субстрата в этанол, выявлены штаммы *Trametes versicolor* и *T. hirsuta*. Среди продуцентов для производства биодизеля на основе биосинтеза и трансформации липидов назван и ксилотрофный базидиомицет *Pleurotus ostreatus* (Феофилова, Мысякина, 2016).

К области биотехнологии в настоящее время относится культивирование макромицетов, преимущественно базидиальных, в пищевых целях. Выращивание значительного числа видов ведется по стерильным технологиям, а производство посадочного материала – стерильной грибницы – сложный биотехнологический процесс. Выращивание съедобных грибов в определенной степени решает проблему дефицита пищевого белка. По продуктивности (скорости

накопления пищевой биомассы) грибы превосходят в десятки раз другие сельскохозяйственные культуры, а по пищевой ценности занимают 5-е место среди других сельхозпродуктов. Сейчас культивируют промышленным способом более 20 видов съедобных грибов, среди которых около 90 % (по числу видов) и около 50 % (по общему объему промышленного производства) составляют ксилотрофы: виды рода вешенка – *Pleurotus* (10 видов), гипсизигус – *Hypsizygus* (3 вида), шиитаке – *Lentinula edodes*, зимний гриб – *Flammulina velutipes*, намеко – *Pholiota nameko* и др. (Гарибова, 2011, 2016). Их биологические особенности позволяют получать плодовые тела (базидиомы) в стерильных условиях, что обеспечивает высокий технологический уровень производства, дает возможность получать экологически чистый высококачественный продукт.

Разработана программная методология изучения базидиальных макромицетов. Она включает девять отдельных этапов исследований, обеспечивающих подбор видов для культивирования и разработку оптимальной технологии выращивания (субстраты, способы их обработки, создание оптимальных условий роста и развития соответствующих видов) (Гарибова и др., 2005). Мировое, в основном промышленное производство съедобных грибов на конец 2016 г. составляло 1 млн 602 тыс. т и отдельно около 20 млн т в Китае. В последнем случае суммировано промышленное и мелкое кустарное культивирование.

В настоящее время эта эколого-трофическая группа макромицетов рассматривается еще и как перспективный источник с большим потенциалом для поиска продуцентов биологически активных веществ медицинского назначения (лечебного и лечебно-профилактического действия) (Вассер, 2012; Феофилова и др., 2013; Шнырева, Ван Гринсвен, 2014; Змитрович, 2015).

Интерес к этой группе грибов со стороны медиков, химиков, фармацевтов велик. В лабораторном жаргоне и даже в научной литературе появились термины «лечебные грибы», «медицинские грибы». Отмечается большой поток публикаций – книги, статьи, тезисы (Stamets, 1993; Ли Юй и др., 2009). Поиск и изучение препаратов из базидиомицетов наиболее активно ведется в США, Японии, Южной Корее, Китае. Именно в Китае в 2013 г. прошла 7-я Международная конференция по медицинским грибам (7 International Medicinal Mushroom Conference), собравшая более 1000 участников. Следующая, 8-я, состоялась в октябре 2017 г. в Палермо (Италия).

Наибольшее внимание привлекают биологически активные вещества с противоопухолевым и антиоксидантным действием. Анализ литературы и наши собственные исследования показывают, что среди макромицетов наиболее перспективной для поиска биологически активных веществ является группа базидиальных, а среди них эколого-трофическая группа ксилотрофов. Именно ксилотрофные базидиомицеты (как афиллофороидные, так и агариикоидные) являются продуцентами имеющихся в настоящее время коммерческих препаратов. Как гипотензивные это лентизин, или лентинацин (исходное название эритаденин), (продуцент – сиитакэ *Lentinula edodes*), ловастатин (продуцент – вешенка устричная *Pleurotus ostreatus*). Как противоопухолевые средства это лентинан (продуцент – сиитакэ *L. edodes*, плодовые тела), схизофиллан (продуцент – щелелистник обыкновенный *Schizophyllum commune*, мицелий), крестин или PSK (продуцент – траметес (кориолус) многоцветный *Trametes (Coriolus) versicolor*, мицелий), усовершенствованный препарат чаги (Бефунгин).

При этом они обычно фигурируют в списке противоопухолевых препаратов как сопутствующие средства в комплексной терапии онкологических заболеваний. Основные действующие вещества перечисленных препаратов – полисахариды и преимущественно иммуномодулирующий механизм их действия. Установлена также значительная иммуномодулирующая активность полифенол-полисахаридных комплексов ксилотрофных грибов. В настоящее время показано, что метаболиты ксилотрофных базидиомицетов могут быть успешно использованы при воздействии практически на все основные мишени рака (Змитрович, 2015).

К этому нужно добавить, что у большинства изученных биологически активных препаратов из базидиальных ксилотрофных макромицетов отсутствуют побочные токсические эффекты. Поэтому во многих лабораториях и зарубежных стран и России продолжается скрининг продуцентов противоопухолевых и антиоксидантных веществ, особенно среди уже достаточно хорошо зарекомендовавших себя в этом плане ксилотрофных базидиомицетов. В основном изучаются экстракты, полисахаридные и гликопептидные фракции мицелия и плодовых тел. Перспективными продуцентами таких веществ в настоящее время указываются *Inonotus obliquus* f. *sterilis*, *I. linteus*, виды рода *Phellinus*, *Ganoderma lucidum*, *Grifola frondosa*, *Flammulina velutipes*, *Hericium erinaceus* (*Creolohus cirrhatus*), *Hypsizigus marmoreus*, *Lentinula edodes*, *Pycnoporus sanguineus*, *Piptoporus betulinus*, *Pleurotus ostreatus*, *P. pulmonarius*, *P. eryngii* (Автономова, Краснопольская, 2013; Тренин и др., 2014; Змитрович, 2015). Так, водные экстракты *P. pulmonarius* обладают хорошо выраженным гепатопротекторным эффектом (Сушко и др., 2017). Экстракт гриба *I. (Phellinus) linteus* производят в КНДР в качестве вспомогательного лечебного средства, облегчающего самочувствие больных, в сочетании с химиотерапией при онкологических заболеваниях. Значительные успехи достигнуты в изучении и использовании биологически активных веществ *Ganoderma lucidum*.

Нужно отметить, что прикладное использование ряда полученных перспективных препаратов в определенной степени сдерживается тремя объективными факторами: относительно медленным ростом мицелия этой группы грибов, по сравнению с сапротрофными микромицетами, достаточно сложными, трудоемкими и затратными по времени методами получения базидиом и, наконец, остающийся все еще дискуссионным вопрос об идентичности активных веществ, содержащихся в мицелии и плодовых телах.

Показательным примером сдерживающего действия этих проблем служат исследования противоопухолевой активности пикнопоруса киноварно-красного *Pycnoporus cinnabarinus*, проведенные в Российском онкологическом научном центре РАМН. Было показано, что полисахаридная фракция экстракта плодовых тел этого гриба подавляет рост саркомы 180 на 80 % и карциномы Walker-256 на 89 % (Апрышко, Апрыш-

ко, 2004). Но возникла проблема сырьевой базы, и исследования были свернуты. Отсюда следует, что весьма перспективными исследованиями в экспериментальной микологии должны стать изучение биологии базидиальных макромицетов и разработка методов их культивирования с получением базидиом *in vitro* в стерильных условиях.

Этим задачам соответствуют именно ксилотрофные базидиомицеты. Среди базидиальных макромицетов они обладают наиболее значительной скоростью роста мицелия. Полученные ранее в экспериментах данные показывают, что представители ксилотрофной трофической группы базидиомицетов имеют относительно простой механизм плодообразования. Этот процесс осуществляется у них без участия биотического фактора, как у симбиотрофов – микоризообразователей или у гумусовых сапротрофов, у которых он реализуется только при участии микробиоты почвы. Они относительно легко формируют базидиомы в стерильных условиях (Гарибова, 1987). Это является необходимым условием накопления исходного материала (и мицелия и базидиом) для получения биологически активных веществ.

В основе таких исследований с последующим прикладным аспектом прежде всего лежит создание базовой коллекции чистых культур видов и штаммов макромицетов, обеспечивающей наличие точно определенного и таксономически достоверного материала, и, что не менее важно, разработка методов их хранения, обеспечивающих сохранение их генетических, морфолого-культуральных и физиолого-биохимических свойств. Такие работы проводятся в ряде научно-исследовательских институтов и высших учебных заведений России, и особенно широко в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова и в МГУ им. М. В. Ломоносова на кафедре микологии и альгологии, создается база для последующего прикладного использования этой группы грибов. Чистые культуры макромицетов также используются и в таксономических целях (Псурцева и др., 2000; Псурцева, 2003; Галынкин и др., 2007; Ильина и др., 2009; Штаер, Дьяков, 2017; Buchalo et al., 2009).

Как показывает анализ литературы последних лет, среди трофических групп базидиальных макромицетов именно ксилотрофы оказываются, по предварительным исследованиям, наиболее перспективными для поиска продуцентов биологически активных веществ медицинского назначения.

По-прежнему велик интерес к чаге *Inonotus obliquus*. Изучается сложный химический состав чаги (Пантелеева и др., 2017; Шпирная и др., 2017). Показана перспективность использования препарата чаги (на основе водорастворимого сублимированного экстракта гриба) «БиоЧага» при лечении хронического простатита. Основным действующим агентом в этом случае являются лектины (Шашкина и др., 2005; Белова, 2014; Корсун и др., 2017).

Продолжаются исследования *Lentinula edodes*, у которого, кроме отмеченных ранее лечебно-профилактических свойств, была выявлена значительная антифунгальная активность (Пучкова, Иконникова, 2017; Тренин и др., 2017).

Перспективным для широких исследований рассматривается ксилотроф *Grifola frondosa* (майтакэ, яп.). Отмечено, что экстракты мицелия, выращенного в глубинной культуре, обладают высокой степенью антимикробной активности, особенно антибактериальной. Предположительно, эти вещества имеют липоидную структуру (Ильин и др., 2017а, б). Установлена противоопухолевая активность водного экстракта вегетативного мицелия этого гриба, выращенного в глубинной культуре (Ветчинкина и др., 2017). Полученные на основе этого гриба медицинские препараты обладают противовирусным, противовоспалительным, иммуностимулирующим действием, помогают при артериальной гипертензии, диабете. При этом не оказывают токсического действия на организм человека.

Особенно широко развернуты исследования трутовика лакированного *Ganoderma lucidum*, называемого в Японии рейши, а в Китае – линьци. Впервые как лекарственное средство он упоминается в 100–200 г. н.э. (Китай). К настоящему времени установлено наличие в составе его плодовых тел значительного числа биологически активных веществ различной природы, включая полисахариды, белки и более 100 соединений терпеноидной природы, обладающих разнообразным терапевтическим действием. Вероятно, этому широкому спектру терапевтических эффектов обязан трутовик лакированный старинным китайскому и японскому названиям: «гриб бессмертия» (кит.), «гриб вечной молодости» (яп.).

Если обобщить имеющиеся данные, то можно отметить, что препараты из базидиом, спор и мицелия *G. lucidum* тонизируют нервную систему, функционирование печени, почек, прояв-



ляют иммуностимулирующие, антиоксидантные и антистрессовые свойства. Они помогают при лечении хронического бронхита, артритов, диабета, вирусных заболеваний, облегчают состояние больных после химиотерапии онкозаболеваний (Ли Юй и др., 2009). Наиболее важными биологически активными соединениями, выделенными к настоящему времени из *G. lucidum*, являются полисахариды и тритерпены. Практически все профилактические и терапевтические эффекты, известные для трутовика лакированного, обусловлены именно этими двумя группами соединений.

Противораковая активность у *G. lucidum* также была отмечена. Описаны терпеноиды, выделенные из его плодовых тел, способные в экспериментах подавлять развитие раковых клеток. Только этот ксилотрофный вид служит источником тритерпеноидов, известных как ганодеровые кислоты, имеющие, по некоторым данным, молекулярное строение, сходное со стероидными гормонами. Из него же получены полисахариды и их комплексы с белками – ганодераны А, В, С, обладающие способностью снижать уровень сахара в крови и препятствующие развитию сахарного диабета.

Кроме того, из базидиом были выделены вещества, противораковое действие которых основано на активизации иммунной системы организма. В настоящее время правительство Японии включило трутовик лакированный в официальный список вспомогательных растительных средств при лечении онкологических больных, а в Китае производят значительное количество БАДов на основе плодовых тел *G. lucidum*, выращенных в искусственных условиях. Проводятся аналогичные исследования и с трутовиком плоским *G. lipsiense* (*G. applanatum*). У спиртовых и водно-спиртовых экстрактов его плодовых тел обнаружены противораковая активность и способность снижать и регулировать кровяное давление.

В настоящее время, когда показана высокая степень перспективности использования *G. lucidum* как продуцента биологически активных веществ с большим спектром терапевтического действия, изучение этого вида на значительном наборе штаммов разного происхождения ведется очень широко. На его примере можно составить общую систему подхода к изучению ксилотрофных базидиомицетов, перспективных для разных направлений биотехнологии, и выделить основные этапы этих исследований.

В НИИ новых антибиотиков им. Г. Ф. Гаузе и Пензенском государственном аграрном университете совместно с кафедрой микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова в течение ряда лет выполнялась серия исследований, посвященная изучению биологии *G. lucidum*, ее использованию в прикладных целях, разработке основ ее применения в биотехнологиях получения биологически активных веществ.

Первым предварительным этапом исследований всегда остается микологическое изучение вида, включающее его морфологию, таксономию, положение в системе грибов, его географию, особенности биологии. Такие классические исследования с использованием современных молекулярно-генетических методов были проведены на кафедре микологии и альгологии МГУ им. М. В. Ломоносова. На наборе штаммов, собранных в разных географических зонах, с разных древесных пород было показано, что *Ganoderma lucidum* (Fr.) P. Karst. комплексный вид, включающий внутривидовые группы штаммов с индивидуальными характеристиками (Постнова, Сколотнева, 2009).

Во всех перечисленных научных учреждениях поддерживаются коллекции штаммов этого вида, с которыми проводится селекционная работа, позволившая отобрать штаммы, наиболее перспективные для дальнейших исследований. Проведен скрининг штаммов по активности морфогенетических процессов, в результате которого отобраны культуры, образующие типичные базидиомы (Ильина, 2009; Ильина и др., 2009; Штаер, Дьяков, 2017). Создание коллекций – второй этап таких исследований.

Третий этап – это подбор субстратов. Серия экспериментов по подбору субстратов и способов их предварительной обработки для твердофазного культивирования *G. lucidum* показала, что предварительный кислотный гидролиз субстрата обеспечивает интенсивный вегетативный рост и инициирует образование примордиев (Ильина и др., 2017). Добавление к основному субстрату метанолизных опилок для обогащения его метоксильными группами интенсифицирует биодеструкцию древесины. Выявлено, что метанолизная деградация лигнина, в результате которой происходит обогащение лигноцеллюлозного субстрата метоксильными группами, стимулирует морфогенетические процессы трутовика лакированного. Это проявляется в более быстром (на 10–12 суток по сравнению с контролем) формировании примордиев и, соответственно, более раннем образо-

вании базидиом (Сашенкова и др., 2017). Изучение различных модификаций лигно-целлюлозных субстратов показало влияние структуры и соотношения составляющих их компонентов на морфогенетические процессы в ходе роста и развития *G. lucidum* (Ильин и др., 2016а, 2017а, б).

Четвертый этап – изучение биологии и особенностей развития отобранного вида *in vitro*. Изучены онтогенетические фазы развития трутовика лакированного от вегетативного мицелия до телеоморфы (базидиомы). В настоящее время споровый материал, наряду с мицелием и плодовыми телами, рассматривается как перспективный источник биологически активных веществ. Были проведены исследования по интенсификации образования базидиоспор плодовыми телами *G. lucidum*. Установлено, что обогащение субстрата солями германия интенсифицирует процесс спорогенеза (Ильин и др., 2015). При этом увеличивается процент жизнеспособных спор и стимулируется процесс их прорастания (Ильин и др., 2016б). По материалам полученных результатов разработаны приемы обработки лигно-целлюлозных субстратов, обеспечивающие полный цикл развития гриба *in vitro* и массовое его плодоношение.

Запатентованы субстрат для выращивания плодовых тел и способы его подготовки (Ильина и др., Патент № 2424648. 2009; Ильина и др., Патент № 2453105. 2009).

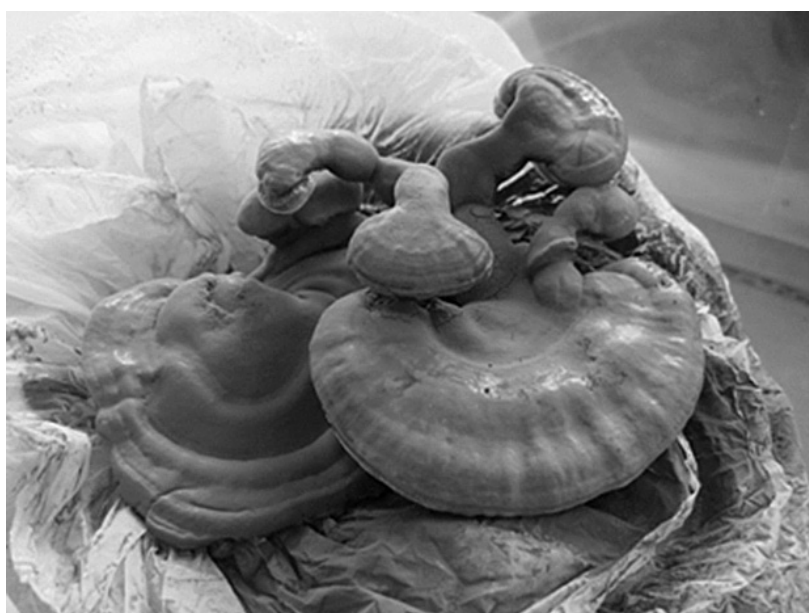
Пятый этап – изучение физиолого-биохимических характеристик штаммов. Эти исследования позволили детально проанализировать жир-

нокислотный состав мицелия, закономерности синтеза эргостерина и возможности стимуляции его образования (Ильина, 2011а, б). Показана связь динамики синтеза эргостерина с этапами морфогенеза *G. lucidum*. В качестве прикладного аспекта этих исследований нужно отметить работы по стимуляции антиоксидантной системы животных введением в их рацион кормовой добавки на основе мицелия *G. lucidum* (Морозова и др., Патент № 2501292. 2013).

Физиолого-биохимические исследования требуют отработки методов погруженного культивирования штаммов. Изучение морфологических особенностей штаммов, выращенных в погруженной культуре, методом сканирующей электронной микроскопии показало, что для эффективного надежного отбора культур продуцентов для глубинного культивирования необходимо создание коллекции эталонных образцов пеллет исследуемых видов и штаммов, выращенных при подобранных для них оптимальных условиях (Автономова и др., 2017).

Изучение антиоксидантной активности водорастворимых полисахаридов *G. lucidum* колориметрическим методом и кулонометрическим титрованием позволили отобрать перспективный для дальнейших исследований штамм **G.l-4**, отличающийся наибольшей суммарной антиоксидантной емкостью полисахаридов, составляющей 4,38 мг/100 мг образца (Гарибова и др., 2017).

Обобщенные результаты многолетних физиолого-биохимических исследований показали, что ксилотрофные базидиомицеты, в том числе



Базидиомы *Ganoderma lucidum* в культуре. Фото Г. В. Ильиной

и *G. lucidum*, могут являться активными продуцентами метаболитов-антиоксидантов, а их погруженное культивирование позволяет получать необходимое сырье для выделения целевых метаболитов. Показан широкий спектр биологической активности полисахаридов ксилотрофов, что выражается в наличии у них антиоксидантных, противоопухолевых и иммуномодулирующих свойств (Тренин и др., 2017; Ярина и др., 2017).

Такой комплексный подход к изучению ксилотрофных базидиомицетов обеспечит теоретические и прикладные основы их использования как продуцентов активных веществ медицинского назначения, как возможных источников экологичного биотоплива и в других современных биотехнологиях.

Среди проведенных исследований остается совсем неизученным вопрос о взаимосвязи биологической активности ксилотрофных грибов с субстратом – древесной породой, на которой они произрастают (для полисубстратных видов), возраста базидиом, стадии их развития. Все эти вопросы требуют более углубленного изучения биологии ксилотрофных базидиомицетов как *in vivo*, так и *in vitro*, намечая широкие перспективы их экспериментального изучения.

## ЛИТЕРАТУРА

- Автономова А. В., Краснопольская Л. М. Противоопухолевые и иммуномоделирующие свойства трутовика лакированного // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 1. С. 3–11.
- Автономова А. В., Краснопольская Л. М., Шуктеева М. И. Морфологическая инженерия в погруженном культивировании базидиомицетов // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России (Москва. 12–14 апреля 2017 г.). Т. 7. С. 379.
- Апрышко Г. Н., Апрышко В. П. Противоопухолевые препараты из грибов (по материалам банка данных РОНЦ (РАМН)) // Успехи медицинской микологии. 2004. Т. 3. С. 126–127.
- Белова Н. В. О необходимости изучения биологии и биохимической активности *Inonotus obliquus* // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, вып. 6. С. 401–406.
- Вассер С. П. Лекарственные шляпочные грибы: история, современное состояние, тенденции и нерешенные проблемы // Макромицеты: лекарственные свойства и биологические особенности. Киев, 2012. С. 5–44.
- Ветчинкина Е. П., Широков А. А., Бучарская А. Б. и др. Противоопухолевая активность вегетативного мицелия *Grifola frondosa* // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 429–432.
- Галынкин В. А., Коваленко А. Е., Заикина Н. А. и др. Основы биотехнологии высших грибов. СПб., 2007. 336 с.
- Гарибова Л. В. Экологические основы механизмов плодообразования высших базидиальных грибов // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 286–291.
- Гарибова Л. В. О названиях и синонимах культивируемых съедобных грибов // Школа грибоводства. 2011. № 1 (67). С. 30–33.
- Гарибова Л. В. Выращивание съедобных грибов в России // Планета грибов. 2016. № 2 (10). С. 37–41.
- Гарибова Л. В., Завьялова Л. А., Инсарова И. Д. Методологические подходы к изучению макромицетов, используемых в биотехнологиях // Грибы в природных и антропогенных экосистемах // Труды междунар. конф. СПб., 2005. Т. 1. С. 145–149.
- Гарибова Л. В., Ярина М. С., Альмяшева Н. Р. и др. Антиоксидантная активность полисахаридов и этанольных экстрактов погруженного мицелия базидиомицетов // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 403–404.
- Змитрович И. В. Метаболиты базидиальных грибов, эффективные в терапии рака и их молекулярные мишени // Вестн. Пермск. ун-та. Сер. Биология. 2015. Вып. 3. С. 264–286.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В. Динамика резистентности к микробной контаминации у *Ganoderma lucidum* на разных стадиях развития гриба // Успехи медицинской микологии. 2016а. № 16. С. 256–265.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В. Базидиоспоры *Ganoderma lucidum* как перспективный объект биотехнологии и методы стимуляции их образования // Успехи медицинской микологии. 2016б. № 16. С. 263–264.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В. Коррекция морфогенеза *Ganoderma lucidum* компонентами метанолизной деградации лигнина // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017б. Т. 7. С. 314–315.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Сашенкова С. А. Антимикробная активность экстрактов глубинного мицелия и культуральной жидкости *Grifola frondosa* // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017а. Т. 7. С. 313–314.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В., Лихачев А. Н. Последовательная биоконверсия лигноцеллюлозных субстратов как способ реализации биотехнологического потенциала грибов // Микология и фитопатология. 2017б. Т. 51, вып. 2. С. 90–98.
- Ильин Д. Ю., Ильина Г. В., Гарибова Л. В. и др. Влияние тиогерманата натрия на процессы морфогенеза и базидиальное спороношение *Ganoderma lucidum* // Микология и фитопатология. 2015. Т. 49, вып. 3. С. 182–187.



- Ильина Г. В. Роль специфики лигнинсодержащих субстратов при культивировании ксилотрофных грибов *in vitro* // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 2. С. 123–129.
- Ильина Г. В. Влияние нистатина на биосинтез эргостерина базидиомицетами // Микология и фитопатология. 2011а. Т. 45, вып. 3. С. 271–278.
- Ильина Г. В. Эколого-физиологический потенциал природных изолятов ксилотрофных базидиомицетов: Дис. ... докт. биол. наук. Саратов; Пенза, 2011б. 435 с.
- Ильина Г. В., Ильин Д. Ю., Скобанев А. В. Коллекция культур базидиальных макромицетов (*Basidiomycota*) Пензенской ГСХА. Каталог видов и штаммов. Пенза, 2009. 40 с.
- Ильина Г. В., Ильин Д. Ю., Гарибова Л. В. Влияние микробной ферментации лигноцеллюлозного субстрата на степень его ассимиляции олеагенными грибами // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017а. Т. 7. С. 312.
- Ильина Г. В., Ильин Д. Ю., Сашенкова С. А., Шкаев Н. В. Влияние кислотного гидролиза лигноцеллюлозного субстрата на коэффициент его биоконверсии ксилотрофными базидиомицетами // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017б. Т. 7. С. 311.
- Кожеевникова Е. Ю., Петрова Д. А., Шнырева А. В. и др. Практические аспекты использования базидиальных грибов в СВР-технологиях получения биоэтанола из лигноцеллюлозного сырья // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 330–331.
- Корсун В. Ф., Корсун Е. В., Калинин С. А., Пилипчук Я. П. Использование чаги в терапии хронического простатита // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 408–410.
- Ли Юй, Тилигуэл, Бао Хайин, Широких А. А. и др. Лекарственные грибы в традиционной китайской медицине и современных биотехнологиях. Киров, 2009. 320 с.
- Морозова М. И., Ильина Г. В., Ильин Д. Ю. и др. Способ выращивания грибов. Патент на изобретение № 2424648. 2009 г.
- Морозова М. И., Ильина Г. В., Ильин Д. Ю. Способ повышения продуктивности сельскохозяйственных птиц. Патент на изобретение № 2501292. 2013 г.
- Пантелеева Н. В., Кукина Т. П., Щербаков Д. Н. Алифатические и тритерпеновые БАВ грибов *Inonotus obliquus* и *Lentinula edodes* // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 346–348.
- Постнова Е. Л., Сколотнева Е. С. Комплексный вид *Ganoderma*: внутривидовые группы штаммов с индивидуальными характеристиками // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 6. С. 535–543.
- Псурцева Н. В. Сохранение грибов, имеющих значение для медицины в коллекции культур базидиомицетов ЛЕ (БИН) // Успехи медицинской микологии. 2003. № 1 (1). С. 46–49.
- Псурцева Н. В., Кияшко А. А., Гачков Е. Ю., Белова Н. В. Коллекция культур базидиомицетов ЛЕ (БИН). Каталог штаммов. М.; СПб., 2000. 116 с.
- Пучкова Т. А., Иконникова Н. В. Биохимический состав экстрактов грибов *Ganoderma lucidum*, *Lentinus edodes* и *Schizophyllum commune* и их антиоксидантная активность // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 350–352.
- Решетникова И. А. Деструкция лигнина ксилотрофными макромицетами. М., 1997. 200 с.
- Сашенкова С. А. Использование базидиальных макромицетов для рециклизации отходов сельскохозяйственного производства // Животноводческие науки. 2005. Т. 42. № 5. С. 264–267.
- Сашенкова С. А., Ильин Д. Ю., Ильина Г. В. Стимуляция ферментативной активности ксилотрофных базидиомицетов дополнительными источниками метоксильных групп лигнина // Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 354–355.
- Сергеева Я. Э., Галанина Л. А., Андриянова Д. А., Феофилова Е. П. Липиды мицелиальных грибов как основа для получения биодизельного топлива // Прикладная биохимия и микробиология. 2008. 44 (5). С. 576–581.
- Стеценко А. П., Ильина Г. В., Ильин Д. Ю., Гарибова Л. В. и др. Субстрат для выращивания плодовых тел *Ganoderma lucidum*. Патент на изобретение № 2453105. 2009 г.
- Сушко С. Н., Веялкина Н. Н., Козлов А. Е. и др. Гепапротекторные эффекты водных экстрактов культивируемых базидиомицетов при действии тетрахлорметана в экспериментах // Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 424–425.
- Тренин А. С., Кац Н. Ю., Цвигун Е. А. и др. Базидиальные грибы *Kuehneromyces mutabilis*, *Flammulina velutipes* и *Lentinus edodes* как возможные продуценты ингибиторов биосинтеза стеролов // Успехи медицинской микологии. 2014. № 12. С. 353–354.
- Тренин А. С., Краснопольская Л. М., Бычкова О. П. и др. Базидиомицеты: перспективы получения ингибиторов биосинтеза стеролов и антифунгальных антибиотиков // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 363–365.
- Феофилова Е. П., Мысякина И. С. Биотопливо: проблемы и перспективы. М., 2016. 106 с.
- Феофилова Е. П., Алехин А. И., Гончаров Н. Т. и др. Фундаментальные основы микологии и создание лекарственных препаратов из грибов. М., 2013. 151 с.
- Шашкина М. Я., Шашкин П. Н., Сергеев А. В. Чага: перспективы использования в лечебно-профилактической медицине. М., 2005. 140 с.



Шнырева А. В., Ван Гринсвен Л. Д. Проапоптическая и иммуномодулирующая активность экстрактов некоторых гомобазидиальных грибов // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48, вып. 4. С. 253–261.

Штирная И. А., Лебедев Я. П., Шаймухаметова М. О., Баширова Р. М. Конъюгированный инотодиол из экстракта чаги *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. // Современная микология в России: Материалы четвертого съезда микологов России. М., 2017. Т. 7. С. 422–423.

Штаер О. В., Дьяков М. Ю. Особенности хранения чистых культур дикорастущих и культивируе-

мых макромицетов // Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 385–387.

Ярина М. С., Краснопольская Л. М., Усов А. И. и др. Водно- и щелочерастворимые полисахариды грибов рода *Ganoderma*: продуценты, получение, биологическая активность // Современная микология в России. 2017. Т. 7. С. 369–371.

Buchalo A., Mykchaylova O., Lomberg M., Wasser S. Microstructures of vegetative mycelium of macromycetes in pure cultures. Kiev, 2009. 234 p.

Stamets P. Growing gourmet and medicinal mushrooms. 1993. 552 p.

---

## СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *HETEROBASIDION ANNOSUM* В ОЧАГАХ УСЫХАНИЯ СОСНЫ

В. Б. Звягинцев, Г. А. Волченкова

Белорусский государственный технологический университет, [mycolog@tut.by](mailto:mycolog@tut.by)

Проблема корневых гнилей хвойных пород, наиболее опасными возбудителями которых являются патогенные грибы рода *Heterobasidion*, или корневая губка, привлекает пристальное внимание ученых-фитопатологов на протяжении последних двух столетий. Вопросам таксономии, биологии, встречаемости патогена и методам ограничения его вредоносности посвящено более двух с половиной тысяч научных работ (*Heterobasidion annosum*..., 1998). Это обусловлено широким распространением пестрой ситовой гнили корней и огромным размером ущерба, причиняемого заболеванием лесному хозяйству.

Географический и экологический ареалы корневой губки обширны. Болезнь широко распространена в хвойных лесах Северного полушария, особенно в Европе, Северной Америке, Южной Сибири, Восточной Азии, а также в некоторых районах Австралии, Новой Зеландии, Новой Гвинее, Южной Америки и др. (*H. annosum*..., 1998).

Отличительной особенностью поражения корневой губкой эксплуатируемых сосновых насаждений является куртинный, или очаговый характер заболевания: формируются единичные группы из 3–5 усыхающих и усохших деревьев, которые со временем разрастаются, образуя локальные очаги усыхания. По мере распространения возбудителя локальные очаги сливаются, превращая насаждения в редины, и приводят к его гибели. По некоторым оценкам, в Европе ежегодный ущерб от корневой губки составляет 790 млн евро (Tubby et al., 2017). Лесное хозяйство Беларуси ежегодно теряет около 10 млн евро только в сосновых насаждениях (Волченкова, 2017). В то же время в коренных хвойных насаждениях, несмотря на высокую встречаемость грибов рода *Heterobasidion*, очаговый характер поражения не реализуется (Стороженко, 2014).

Лесопатологи объясняют столь агрессивное поведение патогена в эксплуатируемых лесах благоприятной почвой для развития болезни почвенно-гидрологических условий (Кулаков, 2014; Арефьев, Сенф, 2017), историческими особенностями участка (*H. annosum*..., 1998), изменением климата (Павлов и др., 2008, 2010; Татаринцев и др., 2015; Кулаков, 2018), низкой устойчивостью насаждений искусственного происхождения (Негруцкий, 1973; Федоров, 1984; Василюскас, 1989), техногенным загрязнением окружающей среды (Павлов и др., 2008; Татаринцев и др., 2015), интенсификацией лесохозяйственной деятельности (Звягинцев, Волченкова, 2014).

В настоящее время существуют два противоположных взгляда на пути первичного проникновения инфекции *H. annosum* в насаждения. Классическая теория Ришбета (1951) объясняет возникновение очагов корневой губки попаданием споровой инфекции на поверхности пней, прорастанием патогена в древесину корней и распространением через них в ризосфере. Сторонники этой теории опираются на сведения о высокой концентрации базидиоспор патогена в воздухе и появлении очагов после первых приемов рубок ухода. Другая теория говорит в пользу преимущественно почвенного, вегетативного развития гриба в насаждении и перехода его от сапротрофного к паразитическому образу жизни при благоприятных условиях (Харченко, Харченко, 2012).

В то же время современными молекулярно-генетическими методами выявлено, что почва в сосновых культурах заражена патогеном не только в куртинах усыхания, но и в межочаговом пространстве (Острикова и др., 2011), а количество споровой инфекции в воздухе сосновых насаждений может достигать 450 млрд на 1 га в год (Звягинцев, Волченкова, 2014). Несмотря на та-

кую концентрацию инфекции, куртины усыхания формируются достаточно редко: их среднее количество в пораженных корневой губкой средневозрастных сосновых насаждениях составляет 3–5 шт. на 1 га (Волченкова, Звягинцев, 2016).

Таким образом, ни одна из существующих теорий не дает полного объяснения механизмов возникновения и роста отдельно взятой куртины, или локального очага корневой губки в сосняках. На наш взгляд, изучение структуры локальных популяций *H. annosum* в куртинах усыхания сосны позволит приблизиться к пониманию этого важного в практическом отношении вопроса.

### Материалы и методы

Пространственную структуру локальных популяций *H. annosum* изучали в шести очагах усыхания в чистых сосняках искусственного происхождения различного возраста в Негорельском учебно-опытном лесхозе (очаги № 1–4) и Осиповичском опытном лесхозе (очаги № 5–6). Краткая характеристика насаждений на опытных объектах приведена в табл. 1.

На данных опытных объектах определяли границы куртины усыхания деревьев (ареала локальной популяции патогена), на схеме фиксировали местоположение каждого пня и дерева, отмечая его категорию санитарного состояния. В границах исследуемой куртины усыхания, а также в соседних очагах и межоча-

говом пространстве отбирали плодовые тела патогена и образцы пораженной древесины, из которых были выделены чистые культуры грибов согласно общепринятым рекомендациям (Рипачек, 1967; Билай и др., 1982). В качестве питательной среды использовали мальтэкстрактагар (MEA A5789, 0500) производства AppliChem (состав: солодовый экстракт – 30 г/л, пептон – 5 г/л, агар – 15 г/л).

Видовую принадлежность возбудителя корневой гнили сосны первоначально определяли на основе морфологических характеристик плодовых тел гриба (*H. annosum*..., 1998) и симптомов поражения насаждений. Для подтверждения сделанных заключений проводили молекулярно-генетические исследования в лаборатории генетики и биотехнологии ГНУ «Институт леса НАН Беларуси» под руководством О. Ю. Баранова и С. В. Пантелеева. Выделение суммарной ДНК осуществляли из чистых культур гриба согласно модифицированному СТАВ-методу (Падутов и др., 2007), видовую идентификацию проводили путем ПЦР-анализа с применением DreamTaq™ Green PCR Master Mix (Fermentas).

Вегетативную несовместимость штаммов *H. annosum*, отобранных в очагах, изучали с использованием несколько модифицированной нами методики встречных культур, описанной J. Stenlid (1985): в чашки Петри на питательную среду помещали по три фрагмента мицелия различных изолятов патогена на расстоянии 3–4 см

Т а б л и ц а 1

### ХАРАКТЕРИСТИКА ОПЫТНЫХ ОБЪЕКТОВ В ОЧАГАХ УСЫХАНИЯ СОСНЫ

№ опытного объекта	Лесоводственная характеристика			Лесопатологическая характеристика		Размер исследуемой куртины усыхания, м
	Состав, возраст, лет	Тип леса ТУМ	Полнота бонитет	КБУ	Категория очага, степень зараженности корневой губкой	
1	10С 56	С. орляковый В <sub>2</sub>	0,9 I	2	действующий средняя	15×12
2	10С 30	С. орляковый В <sub>2</sub>	1,0 I <sup>a</sup>	1	возникающий слабая	19×12
3	10С 40	С. орляковый В <sub>2</sub>	0,8 I <sup>a</sup>	2	действующий средняя	13×7
4	10С 61	С. мшистый А <sub>2</sub>	0,7 I	1	загущающий средняя	21×7
5	10С 47	С. мшистый А <sub>2</sub>	0,8 II	2	действующий сильная	21×13
6	10С 47	С. мшистый А <sub>2</sub>	0,8 II	2	действующий сильная	6,5×10

П р и м е ч а н и е. ТУМ – тип условий местопроизрастания; КБУ – класс биологической устойчивости (по: Санитарные правила..., 2016).

друг от друга. Повторность опыта трехкратная. Чашки культивировали при комнатной температуре и естественном освещении. Наблюдение за реакцией между колониями проводили через 2–3 недели совместного роста.

При проверке дереворазрушающей способности изолятов *H. annosum* были испытаны образцы заболонной сосновой древесины размером 20 × 20 × 5 мм согласно методике, предложенной В. Б. Звягинцевым (2003). Образцы стерилизовались в сушильном шкафу на протяжении трех часов при температуре  $+103 \pm 2$  °С. Для каждого изолята *H. annosum* испытывали по 20 образцов древесины (всего 320 образцов). По потере массы образцов, выраженной в процентах, через 90 суток оценивалась интенсивность разрушения древесины, показывающая способность гриба к микогенному ксилолизу.

Патогенность изолятов *H. annosum* изучали на проростках сосны обыкновенной. Семена обеззараживали замачиванием в 3 %-ном растворе перекиси водорода в течение 20 минут, промывали стерильной дистиллированной водой, выдерживали 15 минут в 1 %-ном растворе перманганата калия, а затем выкладывали во влажную камеру для проращивания. Проростки длиной 5–15 мм помещали на 12-суточный мицелий *H. annosum* по 20 штук в одну чашку Петри в пятикратной повторности (всего по 100 проростков на каждый изолят). В контрольном варианте проростки выкладывали на питательную среду (мальтэкстрактагар производства AppliChem). Степень патогенности определяли по проценту погибших проростков на 10-е сутки.

Статистическую обработку экспериментальных данных проводили на 5 %-ном уровне значимости по методикам Б. А. Доспехова (1985) и Г. Ф. Лакина (1973) с использованием Microsoft Excel.

### Результаты и обсуждение

Ранее было отмечено, что на территории Беларуси на хвойных породах (как на ели, так и на сосне) было выявлено два вида гриба из рода *Heterobasidion*: *H. annosum* и *H. parviporum* (Житникова, Федоров, 2004). Поскольку в проведенных исследованиях не конкретизировалось, формируют ли оба вида фитопатогена куртины усыхания в сосновых насаждениях, первоначальной задачей данной работы было

уточнить видовое разнообразие возбудителей пестрой ситовой гнили корней в локальных очагах болезни.

Опираясь на характерные симптомы развития болезни в насаждении и морфологические признаки плодовых тел, было выявлено, что возбудителем пестрой ситовой гнили корней является гриб *H. annosum*. Для уточнения видовой принадлежности возбудителя были проведены молекулярно-генетические исследования, которые подтвердили сделанные выводы и позволили установить, что массовое куртинное усыхание сосны в условиях Беларуси вызывает только один из двух представленных в стране видов – *H. annosum*.

Под термином «популяция» экологи в обобщенном виде понимают «совокупность особей одного вида, обитающих на определенной территории» (Гиляров, 1990). Придерживаясь данного мнения, в настоящей работе «определенной территорией», на которой размещена локальная популяция *H. annosum*, мы считаем отдельную куртину усыхания сосны, пространственно изолированную от других куртин усыхания в насаждении. Под пространственной структурой мы подразумеваем взаимное размещение структурных единиц популяции в пределах локального очага усыхания.

На первом месте стоит вопрос об определении счетной единицы популяции гриба, поскольку возможность применения понятия «особь» в отношении к микроорганизмам достаточно часто подвергается сомнениям (Дьяков, 1998). Однако Ю. Т. Дьяков утверждал, что особью можно считать многолетний мицелий с плодовыми телами высших базидиомицетов (макромицетов), для которых разработаны методы установления границ отдельных индивидуумов (Дьяков, 2008, 2012). Для *H. annosum* одним из таких методов является тест на вегетативную (гетерогенную, соматическую) несовместимость изолятов (Дьяков, Долгова, 1995; Василюскас, Стенлид, 2000).

Применение данного метода позволяет установить границы одной особи базидиомицета путем попарного скрещивания гетерокарионов *in vitro* на агаризованных питательных средах (Stenlid, 1985). Изоляты различных особей вегетативно несовместимы и проявляют характерные реакции антагонизма, наблюдаемые невооруженным глазом, изоляты одной особи – вегетативно совместимы. Точность данного метода была подтверждена изучением аллелей



локусов спаривания и изоферментного состава (Stenlid, 1985). Исследование вегетативной несовместимости получило широкое применение при изучении генетического разнообразия популяций фитопатогенных грибов (Fries, 1987; Guillaumin et al., 1996; Burgess et al., 2009).

Ю. Т. Дьяков и А. В. Долгова (1995) отметили достаточно большое число вариантов проявления реакции вегетативной несовместимости у фитопатогенных грибов. Реакции взаимодействия колоний *H. annosum*, наблюдаемые нами в ходе проведения опыта, можно объединить в две группы. Первая группа характеризуется срастанием двух колоний с образованием единого мицелиального ковра (рис. 1, а). Этот тип реакции свидетельствует о совместимости взаимодействующих изолятов и их принадлежности к одной особи. Вторая группа включает реакции несовместимости, которые проявились в виде двух основных типов взаимодействия: образования плотного валика мицелия на границе колоний (рис. 1, б) или зоны отсутствия роста мицелия в виде просвета между колониями (рис. 1, в). В некоторых случаях при смыкании рост культур прекращался, а питательная среда на границе окрашивалась в темно-желтый цвет, что также свидетельствовало о вегетативной несовместимости изолятов.

Очаг усыхания № 1 – действующий, в результате выпадения пораженных деревьев и проведенных рубок образовалось «окно», или «прогалина» (участок леса без древесной

растительности в первом ярусе), по периметру которого продолжается усыхание сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.). Поражения деревьев березы повислой (*Betula pendula* Roth.), клена остролистного (*Acer platanoides* L.) и ели европейской (*Picea abies* (L.) H. Karst.), произрастающих в границах куртины усыхания, не наблюдалось.

В данном очаге было отобрано 26 образцов сосновой древесины пней и плодовых тел *H. annosum*. В чистую культуру выделено 14 гетерокарионов патогена, в том числе 2 из соседних очагов, расположенных в 10–20 м от исследуемого, и 2 – из межочагового пространства, в котором наблюдалось лишь единичное усыхание деревьев.

Анализ реакций взаимодействия колоний гриба в чистой культуре позволил выделить три группы вегетативно совместимых изолятов *H. annosum* в рамках исследуемой куртины усыхания (рис. 2, а). Группа I включает 6 изолятов (60 % изолятов из очага) и занимает площадь около 55 м<sup>2</sup>. Изоляты данной группы поражают не только сосну, но и можжевельник. Группа II объединяет 3 изолята (30 %) на площади 14 м<sup>2</sup>, группа III – 1 (10 %) на площади 7 м<sup>2</sup>. Каждая группа вегетативно совместимых изолятов представляет собой отдельную особь патогена. Изоляты, отобранные из соседних очагов и межочагового пространства, как и следовало ожидать, являются изолятами различных особей.

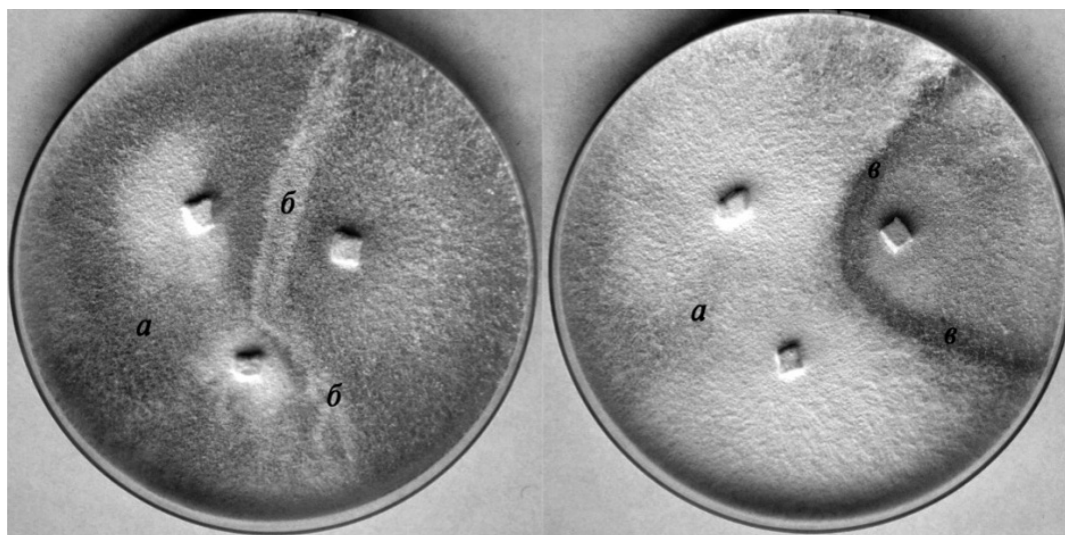


Рис. 1. Реакция взаимодействия вегетативно совместимых (а) и несовместимых (б, в) изолятов *Heterobasidion annosum* (Фото Г. А. Волченковой, 2012):

а – срастание колоний; б – образование плотного валика мицелия на границе колоний; в – зона отсутствия роста мицелия

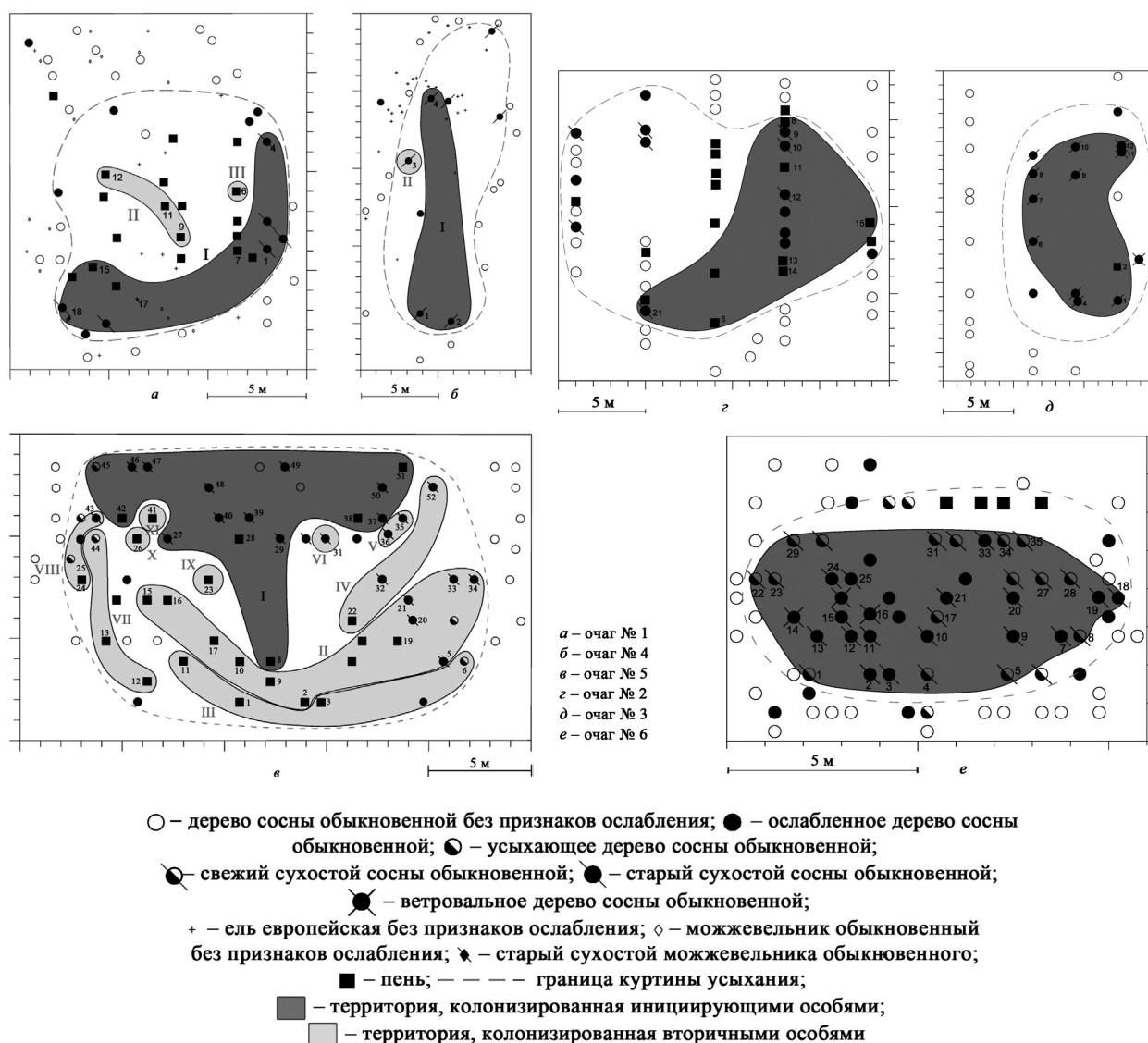


Рис. 2. Размещение групп вегетативно совместимых изолятов *Heterobasidion annosum* в очагах усыхания сосны

Учитывая размеры и взаимное расположение выделенных групп вегетативно совместимых изолятов *H. annosum*, можно высказать предположения относительно особенностей развития данной куртины усыхания. Известно, что скорость продвижения мицелия гриба по древесине корней достаточно стабильна и зависит в большей степени от условий место-произрастания деревьев (Meredith, 1960; Негруцкий, 1973), следовательно, чем большую площадь занимает особь, тем она старше. Исходя из этого можно заключить, что усыхание деревьев на данном участке насаждения первоначально было вызвано воздействием особи I. В результате продвижения патогена по корневым системам деревьев очаг усыхания начал разрастаться, и появилась необходимость в проведении мероприятий по удалению пато-

логического отпада (санитарных рубок), о чем свидетельствует большое количество пней в центре образовавшегося «окна». Особи II и III имеют значительно меньшие размеры. Их присутствие выявлено только в древесине пней, что свидетельствует о преимущественно сапротрофном развитии гриба.

Другой очаг (№ 4) расположен в сосновых лесных культурах 61-летнего возраста. Данная куртина усыхания имеет вытянутую форму и размеры 21 × 7 м, процесс отпада деревьев в очаге прекратился (сухостой текущего и прошлого года отсутствует) – очаг перешел в категорию затухающего. Пни, оставшиеся после предыдущих рубок, полностью разложились, в связи с чем оказались непригодными для выделения изолятов корневой губки в чистую культуру и включения их в анализ.

Как и в первом очаге, нами было выявлено несколько групп вегетативно совместимых гетерокарионов (рис. 2, б). I группа объединяет 3 из четырех выделенных изолятов, распространяясь на площади 45,6 м<sup>2</sup>, II – 1 на площади 7 м<sup>2</sup>.

Очаг № 5 имеет размеры 21 × 13 м и расположен в 47-летних сосновых культурах, в сильной степени пораженных пестрой ситовой гнилью корней. Из образцов, отобранных в данной куртине, было выделено в чистую культуру 46 изолятов *H. annosum*. Установлено, что в данной куртине находятся 11 групп вегетативно совместимых изолятов (рис. 2, в), при этом I занимает наибольшую площадь (81,5 м<sup>2</sup>) и включает 15 изолятов, II – 12 изолятов на площади 46,8 м<sup>2</sup>, III – 5 (23,9 м<sup>2</sup>), IV – 3 (16 м<sup>2</sup>), V – 2 (8 м<sup>2</sup>), VI, IX, X и XI – по 1 (по 7 м<sup>2</sup>), VII и VIII – по 3 (12 и 10 м<sup>2</sup>, соответственно). Самые крупные особи гриба занимают периферийную часть куртины усыхания, где происходит активный отпад деревьев.

Очаг № 2 размером 19 × 20 м находился в сосновом насаждении 30-летнего возраста, пораженном корневой губкой в слабой степени. Данная куртина – единственная во всем выделе площадью 1,8 га. В очаге было отобрано 22 образца древесины и плодовых тел *H. annosum*, из которых в чистую культуру выделено 11 изолятов гриба. По итогам проведенных исследований установлено, что все испытанные изоляты проявили вегетативную совместимость, следовательно, являются изолятами одной особи *H. annosum*, мицелий которой занимает территорию площадью 94,7 м<sup>2</sup> (рис. 2, г). После недавнего проведения рубок ухода в данном насаждении имеется большое количество пней, которые скорее всего остались после удаления сухостойных деревьев и также колонизированы данной особью.

В небольшом действующем очаге № 3, расположенном в 40-летнем сосновом насаждении, пораженном пестрой ситовой гнилью корней в средней степени, наблюдалась аналогичная ситуация. Все 9 выделенных из очага изолятов вегетативно совместимы (рис. 2, д), следовательно, являются одной особью *H. annosum*, вызвавшей образование данной куртины усыхания и распространившейся на площади 86,9 м<sup>2</sup>.

В очаге № 6, расположенном в 25 м от очага № 5, наблюдается активное усыхание деревьев сосны: помимо старого сухостоя имеются усыхающие деревья и свежий сухостой. Тесты на вегетативную несовместимость показали, что все изоляты, выделенные в данной куртине усыхания

(31 шт.), принадлежат одной особи *H. annosum* (рис. 2, е), мицелий которой охватывает корневые системы 39 деревьев на площади 41,0 м<sup>2</sup>.

На всех исследованных участках изоляты, отобранные из соседних очагов и межочагового пространства, представляют собой различные особи патогена.

Проводя аналогичные исследования по насаждениям ели европейской в Швеции, на площади 0,36 га J. Stenlid (1985) выделил 9 соматически несовместимых групп штаммов корневой губки. При этом число деревьев, пораженных одним «клоном», колебалось от 1 до 13, а максимальный диаметр одного «клона» составил 30 м. Полученные им данные были подтверждены опытами по изучению половой совместимости, а также изоферментным составом.

P. Łakomy и др. (2007) в сосновом насаждении в Польше обнаружил 32 изолята корневой губки различного генетического происхождения, отличающихся очень небольшими размерами: как правило, один «клон» колонизировал лишь один пенек, однако в пяти пнях было обнаружено по два различных «индивидуума», а в одном пне – три. Ученый связывает это с благоприятными условиями для проникновения споровой инфекции в насаждение (лесные культуры, созданные на землях, вышедших из-под сельскохозяйственного пользования, пройденные рубками ухода без надлежащей обработки пней), а также относительно небольшим возрастом популяции фитопатогена.

На опытных участках в сосняках некоторых областей Украины В. А. Мокрицкий (1992) выявил от 5 до 18 «мицелиальных клонов» и в результате пересчета определил, что на 1 га площади насаждения приходится от 73 до 556 клонов. Полученные им данные позволили сделать вывод: при одинаковых лесорастительных условиях и уровне инфекционной нагрузки степень клонового разнообразия в насаждении зависит от числа деревьев, восприимчивых к заболеванию.

В исследованиях, упомянутых выше, перед авторами стояла задача изучить популяционную структуру *Heterobasidion* в пораженном насаждении и установить, каким преимущественно способом происходит распространение гриба: спорами, попадающими на поверхности пней, или в результате продвижения мицелия патогена по корневым системам. При этом не рассматривались вопросы патогенеза в локальной куртине усыхания, не изучались свойства отдельных особей, формирующих очаг.

Результаты нашей работы позволили выявить, что исходя из положения в куртине усыхания, занимаемой площади и количества колонизированных корневых систем, особи *H. annosum* в локальном очаге усыхания можно разделить на две группы: иницирующие (имеют большие размеры, следовательно, первыми внедряются в насаждение, вызывая рост куртины усыхания) и вторичные (проникают в насаждение позже иницирующих особей, распространяются на меньшей территории и занимают, как правило, центральную часть очага). Следующей задачей исследований было установить, существуют ли различия между особями этих двух групп.

Нами были изучены некоторые биологические свойства изолятов *H. annosum*: дереворазрушающая активность и патогенность. В итоге было установлено, что изоляты особей *H. annosum*, иницирующих инфекционный процесс (иницирующие особи), обладают более высокими патогенностью и дереворазрушающей активностью по сравнению с изолятами особей, проникающих в уже сформированный очаг (вто-

ричные особи), в среднем на 35,7 и 33,6 %, соответственно ( $p < 0,05$ ) (табл. 2). Иницирующие особи занимают площадь 41,0–94,7 м<sup>2</sup>, колонизируя от 11 до 39 корневых систем деревьев, в то время как вторичные имеют гораздо меньшие размеры: заселяют от 1 до 5 корневых систем и распространяются на площади 7,0–23,9 м<sup>2</sup>.

Последние исследования указывают на то, что степень патогенности *H. annosum* определяется отдельными участками ДНК гриба (так называемыми генами патогенности или генами вирулентности) и является наследуемым признаком (Lind et al., 2007; Ну, 2015). Было выявлено 12 маркеров полиморфизма единичных нуклеотидов, расположенных на семи контингах, которые связаны с вирулентностью гриба (Dalman et al., 2013). Такая широкая генотипическая обусловленность факторов атаки позволяет грибу менять свой трофический статус в широком диапазоне, что, безусловно, делает его высококонкурентным в различных условиях среды. По данным группы исследователей, возглавляемых Далманом (Dalman et al., 2013),

Т а б л и ц а 2

**СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗОЛЯТОВ ИНИЦИИРУЮЩИХ И ВТОРИЧНЫХ ОСОБЕЙ *HETEROBASIDION ANNOSUM* ИЗ КУРТИН УСЫХАНИЯ СОСНЫ**

Изолят	Количество колонизированных корневых систем, шт.	Площадь куртины усыхания, колонизированная особью, м <sup>2</sup>	Дереворазрушающая активность, %	Патогенность, %
Изоляты иницирующих особей				
1.1	12	55,0	10,8±1,2	98,0±4,2
2.13	15	94,7	10,3±3,2	100,0±0,0
3.4	11	86,9	16,7±1,1	–
5.33	15	46,8	16,3±1,3	98,3±7,2
5.46	16	81,5	15,2±1,3	98,0±3,4
6.16	39	41,0	18,7±1,1	93,8±15,1
$\bar{x} \pm t_{05}S_{\bar{x}}$	18,0±11,0	67,7±23,9	14,7±0,8	97,7±2,1
Изоляты вторичных особей				
1.6	1	7,0	10,6±0,9	91,0±12,7
1.9	3	14,0	11,9±1,3	–
1.25	–	–	7,9±1,7	–
5.6	5	23,9	13,4±1,3	75,0±11,6
5.23	1	7,0	7,6±2,1	–
5.31	1	7,0	–	75,0±12,4
5.35	2	8,0	11,5±2,0	71,0±17,2
5.41	1	7,0	–	76,3±34,0
5.43	4	10,0	12,8±1,3	41,0±19,3
5.44	3	12,0	12,1±1,4	74,0±42,0
$\bar{x} \pm t_{05}S_{\bar{x}}$	2,3±1,2	10,7±4,3	11,0±0,6	71,8±7,6

П р и м е ч а н и е.  $\bar{x} \pm t_{05}S_{\bar{x}}$  – доверительный интервал для генеральной средней.



вирулентность различных штаммов корневой губки может отличаться в 30–60 раз. Это, наряду с представленными в нашей работе результатами, является доказательством доминирования в размножении гриба полового процесса, в результате которого ведется отбор генотипов, наиболее оптимально использующих пищевые ниши в конкретном древостое.

Переход к интенсивному ведению лесного хозяйства запустил новые механизмы эволюции корневых патогенов благодаря систематическим поставкам в насаждения нового типа кормового субстрата – древесины пней и корней. На этих крупных древесных остатках, остающихся какое-то время после рубки живыми, проходит первичный скрининг высоковирулентных особей патогена, проникающих через корни из почвы или в виде споровой инфекции через поверхности пней. Генотипы с высокими вирулентными свойствами дают начало куртине усыхания, концентрический рост которой обеспечивается за счет вегетативного развития мицелия. Высокая вирулентность иницирующих особей подтверждается повсеместным усыханием деревьев в куртине независимо от их состояния, степени развития и генотипа растения-хозяина. Так, изучение состояния географических культур сосны обыкновенной из 65 регионов бывшего СССР, созданных на территории Минской области, показало, что несмотря на существенные отличия в устойчивости различных климатотипов к корневой губке, все популяции сосны оказались пораженными болезнью с куртинным усыханием деревьев (Раптунович, Якимов, 1996).

Интенсификация лесохозяйственной деятельности, выражающаяся не только во все более частом проведении рубок промежуточного пользования, но и в широком применении методов селекции и искусственного лесовосстановления, создает новые направления давления отбора у возбудителей корневых гнилей, существенно изменяя их популяционную структуру. Такие трансформации в популяциях патогенных организмов широко известны из практики сельского хозяйства. Переход к возделыванию пищевых культур способствовал снижению генетического разнообразия растений-хозяев и, как следствие, усилению эволюционных процессов в популяциях патогенов, накоплению агрессивных штаммов и рас, возникновению панфитотий (Дьяков, 1998).

Таким образом, в эксплуатируемых лесах, испытывающих мощное лесоводственное воздействие, ожидается дальнейшее увеличение распространенности и вредоносности корневых патогенов, так же, как и очагов других болезней и насекомых-фитофагов.

Вопрос о путях заражения деревьев в локальном очаге корневой губки до настоящего времени вызывает дискуссии. Большинство авторов описывают передачу инфекции от центра к периферии очага через контакты корней (Негрудский, 1973; Федоров, 1984; *Heterobasidion annosum*..., 1998; Garbelotto, Gonthier, 2013), достаточно многочисленные в перегушенных сосняках (Колтунова, 2013). Однако можно услышать вполне обоснованное мнение о распространении мицелия *H. annosum* в почве или лесной подстилке и внедрении инфекции в корневые системы через отмирающие корневые окончания (Харченко, Харченко, 2012).

Наш опыт изучения корневых систем сосен в очагах корневой губки не отрицает наличия обоих способов экспансии инфекции. По-видимому, более вирулентные особи получают территориальный приоритет при любом способе распространения за счет более высокой скорости преодоления защитных реакций дерева и колонизации корневых систем.

### Заключение

Изучение пространственной структуры локальных популяций *H. annosum* в куртинах усыхания сосны позволило установить, что в крупных действующих и затухающих очагах корневой губки в процессе усыхания деревьев участвуют несколько групп вегетативно совместимых изолятов патогена (несколько особей), которые занимают различные положение и площадь в границах куртины, в то время как в возникающих очагах или имеющих небольшие размеры выявлена одна группа вегетативно совместимых изолятов (одна особь).

Таким образом, в формировании локального очага пестрой ситовой гнили корней участвует особь *H. annosum*, индивидуальные свойства которой определяют успешное внедрение ее в насаждение и дальнейшее распространение по корневым системам близкостоящих деревьев. По мере проведения рубок в насаждении пни и корни заселяются вторичными, менее патогенными особями, которые занимают преимущественно центральную часть очага и заканчивают деструкцию мертвой древесины.

Редкое формирование новых куртин усыхания в пораженном корневой губкой древостое, несмотря на достаточно большое количество споровой инфекции в воздухе и почве, свидетельствует о том, что большинство особей *H. annosum* обладают невысокой патогенностью. Однако рост очагов пестрой ситовой гнили корней приводит к накоплению инфекции иницирующих особей в популяции *H. annosum*, за счет чего происходит существенное увеличение патогенности и вредоносности вида. Иницирующие особи выступают в качестве первичного патогена, очевидно, не нуждаясь в предварительном ослаблении деревьев, что обуславливает гибель деревьев на всей территории, занятой мицелием с вирулентным генотипом, обеспечивая концентрический рост куртин усыхания.

Следовательно, с целью профилактики очагового поражения сосняков корневой губкой в управляемых лесах защитные мероприятия необходимо направлять не только на общее повышение устойчивости насаждений к корневым патогенам, но и на контроль количества инфекции *H. annosum* на участках с высокой угрозой развития болезни путем ограничения объема доступной кормовой базы, появляющейся после проведения различных видов рубок.

## ЛИТЕРАТУРА

- Арефьев Ю. Ф., Сенф В. А. Корневая губка (*Heterobasidion annosum* (Fr. Bref.)) в сосновых насаждениях Среднерусской лесостепи и Флориде – особенности контроля патогена // Лесотехнический журнал. 2017. № 2. С. 6–11.
- Билай В. И. и др. Методы экспериментальной микологии: справочник / Ред. В. И. Билай. Киев: Наукова думка, 1982. С. 418–431.
- Василяускас А. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Мокслас, 1989. 175 с.
- Василяускас Р., Стенлид Я. Биология и структуры популяций грибов раневого комплекса в древостоях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2000. С. 76–133.
- Волченкова Г. А. Биоэкологические особенности развития фитопатогенного базидиомицета *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. и обоснование контроля пестрой ситовой гнили корней сосны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2017. 24 с.
- Волченкова Г. А., Звягинцев В. Б. Роль супер-особей *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. в формировании очагов усыхания сосны // Интенсификация лесного хозяйства России: проблемы и инновационные пути решения: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. уч. (Красноярск, 19–23 сент. 2016 г.). Красноярск, 2016. С. 46–47.
- Гиляров А. М. Популяционная экология: учебное пособие. М.: МГУ, 1990. 191 с.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). М.: Агропромиздат, 1985. 351 с.
- Дьяков Ю. Т. Популяционная биология фитопатогенных грибов. М.: Изд. дом «Муравей», 1998. 384 с.
- Дьяков Ю. Т. Грибы: индивидуумы, популяции, видообразование // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69, № 1. С. 10–18.
- Дьяков Ю. Т. Грибы: индивидуумы, популяции, виды // Современная микология в России: Тез. докл. третьего съезда микологов России (Москва, 10–12 окт. 2012 г.). М., 2012. С. 41.
- Дьяков Ю. Т., Долгова А. В. Вететативная несовместимость у фитопатогенных грибов. М.: МГУ, 1995. 161 с.
- Житникова М. В., Федоров Н. И. Состав и распространение интерстерильных групп корневой губки в лесных насаждениях Беларуси // Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах: Материалы междунар. науч. конф. (Минск, 20–24 сент. 2004 г.). Минск, 2004. С. 100–103.
- Звягинцев В. Б., Волченкова Г. А. Трансформация патогенеза корневой губки при интенсификации лесного хозяйства // Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. Т. 4. С. 15–25.
- Звягинцев В. Б., Новик И. А. Дереворазрушающая способность видов *Armillaria* // Труды БГТУ. Сер. 1. Лесное хозяйство. 2003. Вып. XI. С. 291–293.
- Колтунова А. И. О формировании горизонтальной структуры и срастании корневых систем в древостоях сосны // Эко-потенциал. 2013. № 3–4. С. 136–142.
- Кулаков С. С. Очаговые усыхания сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в условиях минусинских ленточных боров // Вестн. КрасГАУ. 2018. № 1. С. 169–176.
- Кулаков С. С. Очаговое усыхание *Pinus sylvestris* L. на юге Красноярского края в результате воздействия корневых патогенов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Красноярск, 2014. 20 с.
- Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая школа, 1973. 343 с.
- Мокрицкий В. А. Изменчивость и особенности инфекционной биологии *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1992. 24 с.
- Негрукский С. Ф. Корневая губка. М.: Лесная промышленность, 1973. 200 с.
- Острикова М. Я., Баранов О. Ю., Пантелеев С. В. Оценка зараженности почв корневой губкой на лесокультурных площадях // Проблемы лесоведения и лесоводства: сб. науч. работ Института леса НАН Беларуси. Гомель, 2011. Вып. 71. С. 480–488.

Павлов И. Н. и др. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. XXV, № 1–2. С. 28–36.

Павлов И. Н. и др. К вопросу образования очагов куртинного усыхания сосны обыкновенной на старопашотных землях (роль корневой губки, эдафических факторов и изменения климата) // Хвойные бореальной зоны. 2010. Т. XXVII, № 3–4. С. 263–272.

Падутлов В. Е., Баранов О. Ю., Воронаев Е. В. Методы молекулярно-генетического анализа. Минск.: Юнипол, 2007. 176 с.

Раптунович Е. С., Якимов Н. И. Устойчивость географических культур сосны обыкновенной к корневой губке // Труды БГТУ. Сер. 1. Лесное хозяйство. 1996. Вып. 4. С. 32–37.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесная промышленность, 1967. 276 с.

Санитарные правила в лесах Республики Беларусь. Утв. Постановлением Мин-ва лесн. хоз-ва Республики Беларусь № 79 от 19.12.2016 г. Введ. 31.12.2016 г. 21 с.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 184 с.

Татаринцев А. И., Каленская О. П., Бубликов А. Г. К вопросу пораженности корневой гнилью сосняков Минусинской котловины // Хвойные бореальной зоны. 2015. Т. XXXIII, № 5–6. С. 240–243.

Федоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1984. 160 с.

Харченко Н. А., Харченко Н. Н. К вопросу о природе и экологических закономерностях образования очагов корневой губки // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы междунар. конф. (Ульяновск, 15–19 окт. 2012 г.). Ульяновск – Москва – Петрозаводск, 2012. С. 293–295.

Burgess T. et al. A simple and rapid method to determine vegetative compatibility groups in fungi // Inoculum: supplement to Mycologia. 2009. Vol. 60, N 6. P. 1–2.

Dalman K. et al. A genome-wide association study identifies genomic regions for virulence in the non-model

organism *Heterobasidion annosum* s. s. // PLoS One. 2013. Vol. 8, iss. 1. doi: e53525.

Fries N. Somatic incompatibility and field distribution of the ectomycorrhizal fungus *Suillus luteus* (Boletaceae) // New Phytol. 1987. Vol. 107. P. 735–739.

Garbelotto M., Gonthier P. Biology, epidemiology, and control of *Heterobasidion* species worldwide // Ann. Rev. Phytopathol. 2013. Vol. 51. P. 39–59.

Guillaumin J. J. et al. Use of different methods for identification of genets of *Armillaria* spp. // New Phytol. 1996. Vol. 133, N 2. P. 333–343.

*Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control / Library of Congress Cataloging-in-Publication Data; edited by S. Woodward (et al.). Cambridge: Univ. Press, 1998. 589 p.

Hu Y. Understanding virulence of *Heterobasidion annosum* s.l., a root rot pathogen of conifers. Uppsala, 2015. 67 p.

Łakomy P., Broda Z., Werner A. Genetic diversity of *Heterobasidion* spp. in Scots pine, Norway spruce and European silver fir stands / P. Łakomy // Acta Mycol. 2007. Vol. 42, N 3. P. 203–210.

Lind M. et al. Identification of quantitative trait loci affecting virulence in the basidiomycete *Heterobasidion annosum* s.l. // Curr. Genet. 2007. Vol. 52. P. 35–44.

Meredith D. S. Further observations on fungi inhabiting pine stumps // Ann. Bot. 1960. Vol. 24, N 93. P. 63–78.

Rishbeth J. Observations on the biology of *Fomes annosus*, with particular reference to East Anglian pine plantations II. Spore production, stump infection, and saprophytic activity in stumps // Ann. Bot. 1951. Vol. XV, N 57. P. 1–22.

Stenlid J. Population structure of *Heterobasidion annosum* as determined by somatic incompatibility, sexual incompatibility, and isoenzyme patterns // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. P. 2268–2273.

Tubby K. V., Willoughby I. H., Forster J. The efficacy of chemical thinning treatments on *Pinus sylvestris* and *Larix kaempferi* and subsequent incidence and potential impact of *Heterobasidion annosum* infection in standing trees // Inter. J. For. Res. 2017. Vol. 90, iss. 5. P. 728–736.

---

---

## БОЛЕЗНИ ДЕРЕВЬЕВ И КУСТАРНИКОВ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Л. Г. Исаева

*Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН, isaeva@inep.ksc.ru*

### Введение

Леса региона являются наиболее северными в Европейской России лесами, что определяет их особое средообразующее и средозащитное значение, произрастают в умеренном поясе Атлантико-арктической западной области (Алисов и др., 1954). Климат здесь формируется под влиянием теплых масс воздуха из северных и центральных районов Атлантического океана и более холодных из атлантического сектора Арктики, также имеет значение близость незамерзающего Баренцева моря, согреваемого теплым течением Гольфстрим, и Белого моря. Характерной особенностью атмосферной циркуляции является интенсивная циклоническая деятельность зимой и в переходные сезоны и слабо выраженная – в вегетационный период (Яковлев, 1961). Леса почти целиком произрастают за Полярным кругом и находятся на северном пределе распространения. Общая площадь таежной зоны в пределах полуострова – 98 тыс. км<sup>2</sup>, выделяются две подзоны – лесотундровая и северотаежная. В регионе сохранились массивы так называемых «малонарушенных лесов», что подразумевает значительный срок формирования лесного сообщества без существенных антропогенных нарушений, а не только значительный возраст древостоя. Общая площадь таких лесов в Мурманской области – около 30 тыс. км<sup>2</sup> (Зайцева и др., 2002).

Кольский полуостров до начала XX в. оставался одной из наименее затронутых промышленностью и сельским хозяйством лесных территорий Европейской России. Основной ущерб лесам Мурманской области причиняется вследствие развития промышленности с конца XIX в. и до наших дней. Наибольшее воздействие на леса оказали: транспортное освоение,

сделавшее доступными ранее удаленные территории и приведшее к массовому распространению антропогенных лесных пожаров, лесная промышленность, промышленное воздушное загрязнение (Зайцева и др., 2002).

Леса области представляют собой типичные для бореальной зоны лесные формации с преобладанием низкопродуктивных хвойных насаждений северотаежного облика. По составу древостоя преобладают смешанные формации, но с отчетливым доминированием главных лесообразующих пород: ели, сосны, березы. По данным государственного лесного реестра на 01.01.2017 г., площадь земель, на которых расположены леса на территории Мурманской области, составляет 69,2 %. Произрастая в суровых климатических условиях Мурманской области, леса имеют в основном защитное значение (64,9 %), хозяйственная деятельность в таких лесах ограничена (Доклад..., 2016). Весьма характерна для области и довольно большая доля нелесных площадей – в первую очередь горных тундр (47,0 %).

В связи с интенсивным развитием отраслей промышленности, оказывающих негативное воздействие на окружающую среду, обостряется проблема сохранения лесов. В Мурманской области важным фактором, определяющим состояние лесов, является аэротехногенное загрязнение. Наиболее масштабные повреждения в области наблюдаются в зонах действия выбросов медно-никелевых комбинатов, которые являются самыми крупными в Северной Европе источниками выбросов загрязняющих веществ в атмосферу. Лесные экосистемы региона функционируют в условиях множественного стресса, возникающего по причине сразу нескольких факторов: изменений климата, природных возмущений и антропогенных воздействий.



Существующие в Мурманской области объекты озеленения созданы в основном в 1960–1970-е гг., в период массового жилищного строительства. Основу насаждений составляют аборигенные виды. В настоящее время темпы зеленого строительства значительно снизились, ухудшилось качество озеленительных работ. В некоторых городах новые посадки практически отсутствуют. В последнее десятилетие участились некоторые болезни деревьев и кустарников, как в городских условиях, так и в лесу в виде массового проявления. Нами начато обследование зеленых насаждений в городах региона (Исаева и др., 2013; Химич, 2013).

В Мурманской области обнаружено более 300 видов возбудителей болезней древесных растений (Ванин, 1927; Траншель, 1936; Неофитова, 1951, 1958; Пыстина и др., 1969; Черкизов, 1971; Крутов, 1971, 1979; Крутов, Волкова, 1975; Шубин, Крутов, 1979; Иванов, 1998; Каратыгин и др., 1999 и др.). Обзор и характеристика грибных болезней хвойных пород таежной зоны Европейского Севера, включая Мурманскую область, представлены в работе В. И. Крутова (1989). Им детально описаны симптомы 17 возбудителей болезней, отмеченных в лесных культурах Мурманской области: *Cenangium ferruginosum* Fr., *Chrysomyxa woroninii* Tranzschel, *Coleosporium tussilaginis* (Pers.) Lév., *Cronartium pini* (Willd.) Jørst., *Dasyscyphus pini* (Brunch.) G.G. Hahn et Ayers, *Exutisphaerella laricina* (R. Hartig) Videira et Crous, *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous, *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet, *Hypodermella laricis* Tubeuf, *Lachnellula willkommii* (R. Hartig) Dennis, *Lirula macrospora* (R. Hartig) Darker, *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chevall., *Lophodermella sulcigena* (Link) Höhn., *Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst., *Sclerotinia borealis* Bubák et Vleugel, *Thelephora terrestris* Ehrh., *Truncatella hartigii* (Tubeuf) Steyaert.

Активно проявляют себя в лесах региона болезни, возбудителями которых являются ржавчинные грибы, болезни типа «шютте» хвой, патогены, вызывающие язвенный рак ствола, и др. Нами предпринята попытка изучить массовые и характерные для региона болезни лесных деревьев и кустарников.

### Материалы и методы

Многолетние наблюдения и исследования фитоценозов проведены маршрутным методом с закладкой пробных площадок для детального

обследования стандартными в лесоводственной практике методами в природных и городских условиях. Определение грибов выполнено в лабораторных условиях. Идентификацию образцов осуществляли с использованием светового микроскопа «ЛОМО Микмед-6». Названия видов приведены в соответствии с номенклатурной базой данных *Index Fungorum* (март 2018).

### Результаты и обсуждение

**Ржавчина хвой ели – возбудители *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger, *Chrysomyxa ledi* (Alb. et Schwein.) de Bary и *Chrysomyxa woroninii* Tranzshel.** Первый гриб – однохозяйный паразит, встречается исключительно на ели. Инфицирование хвой происходит в начале лета, поражается хвоя текущего года. Второй вид – разнохозяйный, с полным циклом развития, уредо- и телеитоспоры образуются на нижней стороне листьев багульника (*Ledum palustre* L.).

Массовое распространение ржавчины хвой ели, поврежденной грибом *Chrysomyxa ledi*, отмечали в различных северных регионах (Крутов, Минкевич, 2002): Архангельской области (1944–1945; 1959–1961; 1985 и 1990 гг.), республиках Карелии (1933–1935, 1957, 1976, 1979, 1982, 1985 гг.) и Коми (1984 и 1986 гг.) На больших территориях в Финляндии эпидемия ржавчины хвой ели (*Chrysomyxa ledi*) происходила в 2006 и 2015 гг. Исследователи из Финляндии впервые зафиксировали, что гриб *Chrysomyxa ledi* поражает не только хвою, но и шишки (Kaitera et al., 2010). Массовое повреждение еловой хвой ржавчинным грибом на территории Мурманской области отмечено в 1933, 1934, 1939, 1951, 1958, 1966, 1979, 1981, 1993, 1996, 1998, 2010, 2012, 2016 и 2017 гг.

В последнее десятилетие болезнь проявляется различной степенью поражения хвой почти ежегодно в различных районах области или повсеместно. В значительной степени страдает еловый подрост высотой до 0,5–1,0 м, так как основную часть кроны у этого подроста составляют побеги текущего года.

По нашим исследованиям, летом 1993 г. в северо-западной части региона было массовое поражение ели возбудителями *Chrysomyxa ledi* и *Chrysomyxa abietis* (рис. 1, а), наиболее чистом в экологическом отношении районе, в восточной и юго-восточной части – очень редкие встречи ржавчины хвой ели. В 1996 г. ржавчина хвой ели встречена повсеместно, в 2010 г. – в центральной части области, в 2012 г. – большей частью



Рис. 1. Ржавчина хвой ели, возбудитель *Chrysomyxa abietis*. Фото Л. Исаевой



Возбудитель *Chrysomyxa woroninii*

поражением ржавчиной были охвачены еловые насаждения в южной части области, в 2016 г. – в северо-западной части, в 2017 г. – повсеместно.

Начало эцидиального спороношения – с середины июля до первой декады сентября, иногда и до конца месяца. В годы массового поражения хвой ели ржавчинным грибом – кончики ветвей и верхушечные побеги ели становятся ярко-оранжевого цвета, маленькие елочки высотой до 0,5 м почти полностью оранжевые, при высоте 0,5–1,5 м выделяется «оранжевая» верхушка. Пораженность более 50 % текущих побегов у еловых деревьев составляет более 80 %. В окрестностях комбинатов «Североникель» (г. Мончегорск) и «Печенганикель» (пос. Никель) поражение хвой отсутствует либо минимальное (на отдельных хвоинках текущего года, а не весь побег). Гриб сильного вреда и ущерба лесу не приносит, по нашим наблюдениям, ели с гребенчатым типом ветвления страдают больше, у елей с обычным типом ветвления усыхают лишь единичные побеги. В целом еловые насаждения на следующий год после болезни выглядят без признаков ослабления. Значительно страдает подрост высотой до 0,5–1 м.

Возбудитель – *Chrysomyxa woroninii* Tranz (рис. 1, б). Впервые на территории Мурманской области болезнь была выявлена в 1935 г. В. Г. Траншелем (Траншель, 1936). В 1993 г. с середины июня нередко были встречи данного патогена на еловом подросте высотой 70–150 см. Оранжево-желтого цвета кончики молодых побегов в виде «кисточки» с пузыревидными эцидиями отмечены в основном на подросте. В дальнейшем побеги приобретали темно-серый или грязно-бурый цвет, отмирали и опадали.

В 2008 и 2016 гг. с конца июня до середины июля также отмечены «желтые кисточки» на побегах елового подроста и еловых деревьях второго яруса в наиболее чистых от промышленного загрязнения районах. Если раньше фиксировали очень слабое поражение и редко встречающиеся признаки болезни, то в 2016 г. поражение хвой данным видом гриба характеризовали от слабой до средней степени. Особого вреда гриб ели не приносит, так как поражаются единичные побеги текущего года.

**Снежное шютте хвой сосны – возбудитель *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous [= *Phacidium infestans* P. Karst.].** Широко известный в Мурманской области возбудитель опасной болезни хвой подроста сосны шютте снежное, или фацидиоз (Крутов, 1979, 1989). В силу биологических особенностей гриба болезнь, вызываемая им, развивается в зимний период на хвое, находящейся под снегом. В наших условиях гриб развивается преимущественно на сосне обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), реже – на сосне сибирской (*Pinus sibirica* Du Tour) в лесных культурах и посадках. Особенности проявления болезни в условиях северной тайги: в апреле под снегом можно обнаружить грязно-зеленую окраску хвой и слабо развитый серовато-белый паутинистый мицелий гриба. После схода снега пораженные растения покрыты светло-серой пленкой мицелия возбудителя болезни. Постепенно пленка исчезает, а хвоя приобретает сначала красновато-бурый цвет, а затем в течение лета зараженная хвоя приобретает пепельно-серую окраску.

Сосновый подрост на территории региона ежегодно поражается от 15 до 75 % снежным шютте по северным склонам, в местах скопления и медленного таяния снега, по обочинам



дорог и имеет очаговый характер развития болезни. Эта болезнь является основной причиной изреживания молодняков сосны и стоит на первом месте по встречаемости как раньше (Крутов, 1979, 1989), так и в настоящее время.

Обыкновенное шютте хвои сосны – возбудители *Lophodermium pinastri* (Schrad.) Chevall. и *Lophodermium seditiosum* Minter, Staley et Millar. В Мурманской области шютте обыкновенное обычно не представляет опасности, хотя признаки пораженной хвои изредка встречаются на отмершей хвое в основании охвоенной части соснового подростка в искусственно созданных и естественных фитоценозах. Потенциальную опасность грибок представляет для посадочного материала, сформированного с использованием семян сосны южного происхождения (Крутов, 1989). Подтверждением этому является такой пример. В 2008 г. на Кузоменских песках в южной части Кольского полуострова лесные культуры, созданные в 70-х гг. прошлого столетия саженцами, выращенными из инорайонных семян, значительно пострадали от обыкновенного (*Lophodermium seditiosum*) и снежного шютте на площади около 100 гектаров (Казаков, Вишняков, 2014).



Рис. 2. Снежное шютте хвои сосны, возбудитель *Gremmeniella infestans*. Фото Л. Исаевой

**Побеговый рак хвойных пород – возбудитель *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet.** – является обычным побеговым патогеном на сосне (*Pinus sylvestris* L.) в Фенноскандии. На Кольском полуострове повреждение побеговым раком сосновых культур разного возраста впервые отмечено в 1965, 1967 и 1977 гг. (Крутов, Волкова, 1975; Крутов, 1979), во всех случаях возбудитель болезни был представлен как конидиальной, так и сумчатой стадиями. В коллекционных насаждениях филиала Полярно-альпий-

ского ботанического сада-института Кольского НЦ РАН болезнь привела к полной гибели имеющихся здесь экземпляров сосны Банкса (*Pinus banksiana* L., посадки 1983–1985 гг.), в разные годы происходила также гибель других видов интродуцентов, в том числе сосны сибирской (*Pinus sibirica* L.) преимущественно 10–15-летнего возраста (Иванов, 1998).

Российскими и финскими учеными установлено: на территории Мурманской области в естественных условиях имеется возбудитель побегового рака сумчатый грибок *Gremmeniella abietina*. Впервые обнаружено повреждение этим видом сосны *Pinus sylvestris* L. на территории Лапландского государственного природного биосферного заповедника и вблизи г. Оленегорска (Kaitera et al., 1995b; Кайтера и др., 1996). На территории Лапландского заповедника в августе 1992 г. были отмечены признаки повреждения соснового подростка и молодняка грибом *G. abietina* на площади примерно 100 гектаров в долине р. В. Чуна (Kaitera et al., 1995b). В дальнейшем на этой территории поврежденного соснового леса периодически ведется наблюдение – за состоянием и развитием болезни.

Специалисты из России и Финляндии в начальный период обследования сосновых древостоев на предмет поражения побеговым раком по трансектам, заложенным по градиенту аэротехогенных выбросов комбинатом «Североникель» (г. Мончегорск), предполагали влияние промышленных выбросов на увеличение активности патогена. Совместными исследованиями выявлено, что выбросы предприятий цветной металлургии Кольского полуострова не имеют отношения к эпифитотиям побегового рака в восточной части Финской Лапландии. Техногенный стресс в условиях Субарктики не является предрасполагающим к повреждению сосны обыкновенной побеговым раком хвойных. Напротив, он оказывает ингибирующее действие на развитие этого гриба-патогена (Kaitera et al., 1995a; Кайтера и др., 2001; Fedorkov et al., 2007).

**Серое шютте хвои сосны – возбудитель *Lophodermella sulcigena* (Link.) Höhn.** Болезнь впервые обнаружена в Дании в 1882 г., в Ленинградской области – в 1923 г. (Крутов, Минкевич, 2002). В Финляндии болезнь впервые была выявлена в 1893 г., распространение серого шютте массового характера отмечено в 1921–1924, 1946–1953, 1976–1981 гг. На территории Финляндии в 1950-х гг. северная граница распространения болезни доходила до 61–62° с.ш., в 1980-х гг. – до Полярного круга (Jalkanen, 1985).

В Мурманской области до 1978 г. патоген не был обнаружен (Шубин, Крутов, 1979). Гриб упоминается Э. С. Соколовой (1978) среди возбудителей болезней типа «шютте» на сосновом подросте на вырубках области. Поражение хвои серым шютте зафиксировано на территории Лапландского заповедника в книге «Летопись природы» за 1979 год, т. е. севернее Полярного круга более чем на 100 км. В Мурманской области в 2008–2011 гг. хвоя сосны повсеместно имела массовый характер поражения серым шютте. Кончики хвои серого цвета четко были видны в марте – апреле на сосне в возрасте от 20 до 80 лет. Заметная «седина» хвои сосны была на открытых, хорошо освещенных местах. Пораженная хвоя долго не опадала, держалась на ветках почти до конца июля и дольше. Болезнь вызывает отмирание верхних частей хвоинок, что не оказывает заметного влияния на рост и состояние сосны. Почки и побеги, инфицированные *Lophodermella sulcigena*, не погибают, но следует иметь в виду потенциальную опасность патогена.



Рис. 3. Хвоя сосны, пораженная серым шютте.  
Фото Л. Исаевой

**Болезнь шютте хвои ели – возбудитель *Lophophacidium hyperboreum* Lagerb.** Типичный патоген северных арктических лесов, схожий во многом со снежным шютте. Болезнь встречается только в северной части бореальной тайги, т. е. в местах с суммарной температурой меньше 850 °С. На территории Мурманской области в мае – июне (после схода снега) практически ежегодно отмечается поражение еловой хвои возбудителем данной болезни. Последние годы эта болезнь представляет серьезную опасность для елового подроста высотой до 0,5 м. В местах скопления мелкого подроста поражение имеет куртинный характер. Поражается та часть хвои, которая находится под снегом, реже – нижние ветви крупных елей, которые зимой накрыты снегом. В еловых древостоях региона повсеместно отмечается поражение нижних ветвей у крупных елей грибом *Lophophacidium hyperboreum* (от 3–5 до 10 %).

Лиственные древесно-кустарниковые породы Мурманской области также страдают от различных болезней. Наиболее заметные болезни приведены ниже.

**Ржавчина листьев березы – возбудитель *Melampsoridium betulinum* (Pers.) Kleb.** Впервые в регионе болезнь была выявлена С. И. Ваниным (1927) в Хибинах, затем в 1931 г. (Kari, 1936). Эпидемии ржавчины листьев березы были зафиксированы в Эстонии в 1996–1998 гг. и Финляндии в 1997–1998 гг. (Kurkela et al., 1999). В Мурманской области с 2007 г. часто наблюдается раннее пожелтение листьев березы, которое вызывает этот ржавчинный гриб. Зараженные листья березы практически всех возрастов желтеют в течение лета, раньше, чем начинается осеннее пожелтение листвы, и преждевременно опадают. Массовый характер распространения болезни отмечен в 2007, 2010, 2016 гг. Накопление инфекции и благоприятные условия для развития патогена способствовали эпифитотическому характеру пожелтения листвы у берез в конце июля – начале августа практически по всему региону.

В лесу, на территории населенных пунктов листва берез сплошь покрыта (с нижней стороны листа) «желтым налетом», ржавчина вызвала пожелтение всей кроны взрослых деревьев и молодняков. Вблизи комбинатов «Североникель» (г. Мончегорск) и «Печенганикель» (пос. Никель) поражение берез было минимальным. Основные загрязнители медно-никелевого производства – сернистый газ





Рис. 4. Ржавчина листьев березы, возбудитель *Melampsoridium betulinum*. Фото Л. Исаевой

и тяжелые металлы. На промышленное атмосферное загрязнение разные виды возбудителей болезней реагируют по-разному.

Выявлено, что накопление в биоценозах токсических веществ и продолжительность их действия влияют на распространенность и численность патогенов на разном удалении от источника загрязнения (Морозова, 1994). Нами установлено, что сернистый газ подавляет грибы, вызывающие болезни – ржавчину листьев березы и хвой ели. В лесу чаще всего поражаются молодняки. В годы, благоприятные по погодным условиям для гриба, ржавчина вызывает пожелтение всей кроны взрослых деревьев. Высокая степень поражения листвы ржавчинным грибом практически безболезненно отразилась на березе, на следующий год, после массового «пожелтения» листьев, кроны берез вновь были зелеными. Больше пострадали деревья старших возрастов либо уже ослабленные (пораженные дереворазрушающими грибами, имеющими различные механические или другие повреждения). Ежегодное заболевание листьев ржавчинным грибом приводит к постепенному усыханию ветвей. В регионе лиственница произрастает только в искусственно созданных насаждениях. Поэтому в природных условиях гриб зимует на опавших листьях березы и весной заражает листья.

**Болезнь антракноз рябины Городкова** (*Srbus gorodkovii* Pojark.) в искусственных зеленых насаждениях городов Мурманской области широко распространена. Рябина Городкова – дерево высотой до 15 м, имеет декоративный вид, встречается в подлеске смешанных лесов и по долинам рек повсеместно по всему региону. Благодаря своим декоративным свойствам дан-

ный вид активно используется для озеленения городов Мурманской области (Бубенец и др., 1996). В г. Апатиты рябина Городкова составляет основу зеленых насаждений, например, вдоль ул. Ленина в некоторых местах рябина была высажена в четыре ряда. К сожалению, последние 20–25 лет за озеленением города практически никто не следит, посадки деревьев, выполненные в 1930–1960-е годы, сильно загущены, имеют много механических повреждений, уход за ними не проводится.

Поражение рябины в регионе впервые было отмечено в начале XXI в. Последние 5–6 лет болезнь, поражающая рябину Городкова в Мурманской области, особенно в зеленых насаждениях г. Апатиты, приобрела массовый характер.

Даты наступления фенофаз рябины в городских условиях представлены в табл. 1. Период бутонизации длится полмесяца, цветения – приблизительно равен двум неделям, начало созревания ягод – две недели, период плодоношения – около двух месяцев, пожелтение и опадение листьев – приблизительно по 10 дней.

Т а б л и ц а 1

#### ДАТЫ НАСТУПЛЕНИЯ ФЕНОФАЗ РЯБИНЫ ГОРОДКОВА В Г. АПАТИТЫ

Фазы	Дата
Лопнули почки	18.05
Начало разворачивания листьев, «зеленение»	23.05
Начало цветения	20.06
Начало отцветания	04.07
Массовое отцветание – более 50 %	09.07
Полное отцветание – 100 %	16.07
Начало созревания плодов	04.08
Массовое созревание, поспевание – более 50 %	15.08
Начало изменения окраски листьев	20.08
Массовое изменение окраски листьев – более 50 %	29.08
Начало листопада	10.09
Массовое опадение листьев – более 50 %	21.09

В г. Апатиты выполнено детальное обследование более 330 кустов (1500 стволов) рябин. Средний возраст исследуемых деревьев составляет 40–50 лет. Средний диаметр  $6,9 \pm 0,16$  см (максимальный 18 см, минимальный 2 см), средняя высота  $9,53 \pm 0,13$  м (максимальная 15 м, минимальная 1,5 м). Для выявления возбудителей болезней рябины был проведен тщательный осмотр стволов, листьев и плодов, собраны образцы поврежденных листьев, плодов и соцветий.



Рис. 5. Болезнь антракноз рябины, возбудитель *Gloeosporium aucupariae* Henn. Фото Л. Исаевой

Характеристика болезни: в конце августа на ягодах рябины появляются пятна светло-коричневого цвета, которые постепенно буреют и увеличиваются в размерах. Больные плоды сморщиваются и засыхают. В конце ноября почти все ягоды становятся черными «мумифицированными» и остаются на деревьях длительное время, иногда сохраняются 2–3 года.

Микроскопический анализ показал: пятна на плодах темно-бурые, захватывающие весь плод, который затем чернеет и высыхает. Ложки на плодах подэпидермальные, многочисленные, округлые, подушечковидные, темно-коричневые, щелевидно прорывающиеся, 85–420 мкм в диаметре. Конидии узкоэллипсоидальные, бесцветные, с каплями масла, одноклеточные,  $12,5\text{--}15,5(-17) \times (4\text{--}) 4,5\text{--}5$  мкм. В некоторых ложках встречаются и микроконидии, они узкоэллипсоидальные, веретеновидные с закругленными или заостренными концами, одноклеточные, бесцветные, с каплями жира,  $6\text{--}7,5(-10) \times 2,5\text{--}4(-4,5)$  мкм (Исаева и др., 2013).

Идентификация гриба была выполнена в Ahi Evran University, Arts and Sciences Faculty, Department of Biology (Турция), выявлен возбудитель болезни – *Gloeosporium aucupariae* Henn. Впервые гриб описан на рябине *Sorbus aucupariae* из Риги и Санкт-Петербурга (*Index Fungorum*, март 1918).

В лесу на рябине Городкова встречается болезнь ржавчина листьев – возбудитель *Gymnosporangium clavariiforme* (Wulfen) DC.

«Парша» осины – возбудитель *Venturia tremulae* Aderh. Сумчатый гриб *Venturia tremulae*, вызывающий «паршу» у осины, или «ожог», довольно широко распространен в се-

веротаежных лесах. Болезнь «парша» часто встречается на урбанизированной территории и в лесу на поросли осины и молодых побегах (увядание и почернение), пораженные листья и побеги отмирают. Гриб весной повреждает верхние части молодых побегов осины с еще мелкой недоразвитой листвой, молодые листья вянут, буреют и засыхают, приобретая вид убитых морозом.

«Черная пятнистость» листьев ивы – возбудитель *Rhytisma salicinum* (Pers.) Rhem. Ива практически ежегодно в незначительной степени имеет черную пятнистость листьев, вызываемую грибом в городе в зеленых насаждениях и в лесу. Во второй половине лета на верхней стороне листьев появляются черные блестящие пятна, которые к осени становятся выпуклыми, толщиной 3–4 мм и до 8–10 мм в диаметре (Неофитова, 1951). Такие пятна иногда покрывают всю поверхность листа. Сильно поражаются кусты, растущие на пониженных местах, на переувлажненной почве.

Декоративные качества кустов снижаются, листья раньше времени засыхают и опадают. Гриб зимует на опавших листьях, и в начале лета споры вновь попадают на молодые листья и вызывают их заражение.

Деформация плодов («кармашки») черемухи – возбудитель *Taphrina pruni* Fuck. var. *padi* Jacz. Косточки внутри пораженных плодов не образуются, и плоды черемухи становятся вытянутыми в виде «кармашков» (дутые плоды). На поверхности «кармашков» появляется розоватый налет плодоносения гриба (Неофитова, 1951). Сильное поражение патогеном было отмечено летом 2004 и 2005 гг. в придомовых посадках (Терский район, Чунозерская



усадыба Лапландского заповедника). Развитию заболевания способствует влажная погода весной и летом. В последние годы болезнь выявлена на дачных участках, в зеленых насаждениях населенных пунктов области.



Рис. 6. Деформация плодов черемухи («кармашки»).  
Фото Л. Исаевой

### Заключение

Деревья и кустарники в Мурманской области произрастают на северном пределе распространения. Суровые климатические и лесорастительные условия, бедность и недостаточное прогревание почв обуславливают невысокую продуктивность лесов области. Наиболее благоприятные для роста и развития лесных растений температурные условия складываются на юге и юго-западе региона, самые неблагоприятные – на северо-западе, северо-востоке и востоке. Кроме того, в Мурманской области важным фактором, определяющим состояние лесов, является аэротехногенное загрязнение, выявлены значительные территории с поврежденными лесами. Наиболее масштабные повреждения в области наблюдаются в зонах действия выбросов медно-никелевых комбинатов. В связи с изменением климата одним из негативных проявлений является увеличение повторяемости опасных гидрометеорологических явлений. На Кольском полуострове наиболее часто повторяющееся опасное явление – сильный ветер, что способствует образованию ветровалов. Результаты изучения изменения климата в регионе указывают на продолжающееся потепление, 2016 год – это четырнадцатый год подряд с положительной аномалией средней годовой температуры воздуха. В последние десятилетия увеличивается также число дней с экстремальными

осадками в осенний и весенний периоды. Все вышеперечисленные факторы способствуют развитию болезней леса, появлению новых патогенов, усилению их активности.

Наиболее опасным и распространенным возбудителем болезни, причиняющим ощутимый хозяйственный вред, является возбудитель снежного шютте – *Gremmenia infestans* (P. Karst.) Crous. Требуют постоянного наблюдения сосновые фитоценозы, где выявлены очаги «побегового рака» (возбудитель *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) M. Morelet.). Существует угроза лесным культурам, созданным саженцами, выращенными из инорайонных семян. Последнее десятилетие активно проявляют себя болезни, вызванные ржавчинными грибами (возбудители *Chrysomyxa abietis* (Wallr.) Unger и *Chrysomyxa ledi* (Alb. et Schwein.) de Bary).

Постоянный мониторинг необходим также за состоянием древесно-кустарниковых пород искусственно созданных зеленых насаждений в городах Мурманской области, особенно за рябиной.

Таким образом, в силу природных условий, экстремальных для произрастания древесных пород, малой лесистости и быстрого промышленного освоения территории Мурманской области, а также важных климатозащитных и средостабилизирующих функций лесов региона необходим постоянный мониторинг за состоянием фитоценозов, появлением болезней массового проявления, выявлением новых возбудителей.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИППТЭС КНЦ РАН (0226-2018-0111).

### ЛИТЕРАТУРА

- Алисов Б. П., Берлин И. А., Михель В. М. Курс климатологии. Л.: Гидрометеиздат, 1954. Ч. III. 320 с.
- Бубенец В. Н., Домбровская А. В., Похилько А. А. и др. Что растет на Кольской земле / Под ред. Г. Н. Андреева. Апатиты: КНЦ РАН, 1996. 100 с.
- Ванин С. И. К микологической флоре Мурманска // Защита растений от вредителей. 1927. Т. 4. № 4–5. С. 770–772.
- Доклад о состоянии и об охране окружающей среды Мурманской области в 2016 году. Мурманск, 2017. 176 с.
- Зайцева И. В., Кобяков К. Н., Никонов В. В., Смирнов Д. Ю. Коренные (старовозрастные) леса Мурманской области // Лесоведение. 2002. № 2. С. 15–23.
- Иванов С. М. Грибные болезни пятихвойных сосен, интродуцированных на Кольском полуострове // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32, вып. 6. С. 72–77.

Исаева Л. Г., Hüseyin E.S., Selçuk F. Массовое поражение *Srbus gorodkovii* Rojark. в зеленых посадках городов Мурманской области // Проблемы микологии и фитопатологии в XXI веке: Материалы междунар. конф., посв. 150-летию со дня рожд. чл.-корр., проф. А. А. Ячевского / Национальная академия микологии, БГС, Дизайн-студия «Дозор». СПб.: ООО «Копи-Р Групп», 2013. С. 148–150.

Казаков Л. А., Вишняков Г. В. Кузоменские пески в начале XXI века. М.: Пи Квадрат, 2014. 128 с.

Кайтера Ю., Федорков А. Л., Ялканен Р. Распространение побегового рака по градиенту загрязнения среды в Российской и Финской Лапландии // Лесн. журн. 1996. № 3. С. 26–31.

Кайтера Ю., Федорков А. Л., Ялканен Р. Чувствительность сосны обыкновенной к побеговому раку в контрастных условиях загрязнения среды // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 48–52.

Каратыгин И. В., Нездоймино Э. Л., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. Грибы Российской Арктики. СПб.: Изд-во Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии, 1999. 212 с.

Крутов В. И., Минкевич И. И. Грибные болезни древесных пород: учебное пособие для студентов лесных вузов и слушателей факультетов повышения квалификации по специальности «Лесное и лесопарковое хозяйство». Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 196 с.

Крутов В. И. *Melampsora pinitorqua* (A.Br.) Rostr. В сосновых молодняках Кольского полуострова и Карельской АССР // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5, вып. 4. С. 366–373.

Крутов В. И. Грибные болезни хвойных пород в искусственных ценозах таежной зоны европейского севера СССР. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1989. 208 с.

Крутов В. И. О паразитной микрофлоре искусственных фитоценозов сосны на вырубках Карельской АССР и Мурманской области // Микология и фитопатология. 1979. Т. 13, вып. 4. С. 68–70.

Крутов В. И., Волкова И. П. Лесопатологическое состояние естественного возобновления и культур хвойных пород // Лесовосстановление в Карельской АССР и Мурманской области. Петрозаводск, 1975. С. 122–179.

Морозова Т. И. Грибные болезни в лесах, ослабленных атмосферным загрязнением // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. М., 1994. С. 43–45.

Неофитова В. К. Болезни декоративных растений Мурманской области. // Декоративные растения для Крайнего Севера СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 182–194.

Неофитова В. К. Болезни деревьев и кустарников, используемых для озеленения. Мурманск, 1951. С. 37–38.

Пыстина К. А., Павлова Т. В., Шестакова Ю. С. К микрофлоре заповедных островов Кандалакшского залива (сумчатые, базидиальные и несовершенные грибы) // Труды Кандалакшского гос. заповедника. Вып. 7. Ботанические исследования. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1969. С. 190–226.

Соколова Э. С. Болезни соснового подроста Мурманской области и меры борьбы с ними // Защита хвойных насаждений от вредителей и болезней: Материалы Всесоюзн. совещ. Каунас: Гирионис, 1978. С. 206–209.

Траншель В. Г. Материалы к флоре грибов Мурманского округа. Киров. Полярно-альпийский ботанический сад. 1936. 24 с.

Химич Ю. Р. Афиллофороидные грибы на древесных интродуцентах зеленых насаждений города Апатиты // Вестн. Мурманск. гос. технолог. ун-та. 2013. Т. 16. № 3. С. 526–529.

Черкизов Е. А. О некоторых болезнях сосновых культур на Кольском полуострове // Сб. работ по лесн. хоз-ву и лесохимии. Архангельск, 1971. С. 161–173.

Шубин В. И., Крутов В. И. Грибы Карелии и Мурманской области (Эколого-систематический список). Л.: Наука, 1979. 107 с.

Яковлев Б. А. Климат Мурманской области. Мурманск: Мурманск. кн. изд-во, 1961. 200 с.

Fedorov A., Kaitera J., Jalkanen R. Condition and growth of Scots pine seedlings under strong and weak pollution in Kola Peninsula // Baltic For. 2007. Vol. 13, N 2. P. 179–183.

Jalkanen R. The occurrence and importance of *Lophodermella sulcigena* and *Hendersonia acicola* on Scots pine in Finland // Karstenia. 1985. Vol. 25, N 2. P. 53–61.

Kaitera J., Fedorov A., Jalkanen R. et al. Occurrence of *Gremmeniella abietina* damage on Scots pine along a pollution gradient from Monchegorsk nickel smelter to western Lapland // Eur. J. For. Path. 1995a. Vol. 25. P. 13–22.

Kaitera J., Isaeva L., Jalkanen R. Long-term damage on Scots pine caused by *Gremmeniella abietina* near a nickel smelter in Kola peninsula // Eur. J. For. Path. 1995b. Vol. 25. P. 391–399.

Kaitera J., Tillman-Sutela E., Kauppi A. *Chrysomyxa ledi*, a new rust fungus sporulating in cone scales of *Picea abies* in Finland // Scand. J. For. Res. 2010. Vol. 25 (3). P. 202–207.

Kari L. E. Micromyceten aus Finnisch-Lapland // Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn. “Vanamo”. 1936. Vol. 8, N 3. P. 1–24.

Kurkela T., Hanso M., Hantula J. Differentiating characteristics between *Melampsoridium* rusts infecting birch and older leaves // Mycol. 1999. Vol. 91 (6). P. 987–992.



---

---

## СУМЧАТЫЕ И НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ – КОНСОРТЫ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ПОРОД В НАСАЖДЕНИЯХ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ОПЫТНОГО ЛЕСНИЧЕСТВА

Г. Б. Колганихина

Институт лесоведения РАН, [kolganihina@rambler.ru](mailto:kolganihina@rambler.ru)

### Введение

Теллермановское опытное лесничество Института лесоведения РАН (далее ТОЛ) на протяжении вот уже более 70 лет остается одним из основных опорных пунктов в меридиональной цепочке научных стационаров, созданных в послевоенные годы В. Н. Сукачевым для проведения лесоводственно-экологических исследований. Расположенное на границе степи и лесостепи в восточной части Воронежской области, ТОЛ является важным объектом для изучения различных аспектов функционирования широколиственных лесов в засушливых районах.

В нагорной части лесного массива ТОЛ произрастают сложные по составу и структуре дубово-ясеневые леса (из *Quercus robur* и *Fraxinus excelsior*) с участием липы (*Tilia cordata*), клена остролистного (*Acer platanoides*), ильма (*Ulmus glabra*) и клена полевого (*Acer campestre*). Местами в небольшом количестве встречается береза (*Betula pendula*). Осина (*Populus tremulae*) образует устойчивые монодоминантные насаждения на небольших площадях нагорного леса, а также растет в пойменной части массива. Вяз гладкий (*Ulmus laevis*) до усыхания вязовников в 1965–1975 гг. был доминантой многих выделов в пойме и по дну балок (Экосистемы..., 2004). Подлесок образуют лещина (*Corylus avellana*), бересклеты бородавчатый и европейский (*Euonymus verrucosus* и *E. europaeus*), крушина ломкая (*Frangula alnus*). Самой ценной породой во все времена здесь считался дуб, доля которого в составе насаждений в силу ряда причин существенно сократилась в последние десятилетия. Второй по значению, а теперь еще и часто доминирующей породой является ясень.

Теллермановский лес исторически был подвержен антропогенному влиянию. В прошлом

на этой территории выращивался корабельный лес, велись приисковые рубки, регулярно проводились лесовосстановительные работы. Заготовка леса, хотя и в небольших объемах, рубки ухода и лесные культуры дуба и по сей день остаются основой лесохозяйственной деятельности опытного лесничества. Однако проблема сохранения и восстановления дубрав не может решаться без учета сохранения разнообразия других компонентов уникальных экосистем Теллермановского леса, в том числе и грибов. Принимая во внимание также новые реалии, связанные прежде всего с изменением климата и распространением инвазивных видов вредных организмов, следует отметить: немаловажное значение, наряду с другими направлениями научной деятельности в ТОЛ, приобретают фитопатологический мониторинг лесных экосистем и целенаправленное изучение разнообразия дендротрофной микобиоты.

Актуальность подобных исследований повышается и в связи с малой изученностью грибной биоты региона в целом. В настоящей работе представлены сведения о микромицетах – консортах дуба, ясеня, липы, клена и вяза (всех произрастающих в ТОЛ широколиственных пород за исключением тополя), полученные в результате изучения литературных данных и личных сборов автора. Поскольку на перечисленных выше породах базидиальные микромицеты отмечены не были, далее речь пойдет только о сумчатых и несовершенных грибах.

### Материалы и методы

Некоторые сведения о сумчатых и несовершенных грибах, обитающих на древесных породах, были получены А. Т. Вакиным (1954) в ходе масштабного фитопатологического обследования насаждений ТОЛ в 1945 и 1946 гг.

Несмотря на то что основное внимание тогда уделялось дереворазрушающим грибам-микробицетам, он упоминает о 15 видах микроскопических грибов, выявленных по большей части на дубе. Дополнительные сведения о сумчатых и несовершенных грибах были получены Е. А. Шумановым (1954) при изучении болезней естественного возобновления дуба, Э. А. Огановой при исследовании процессов разрушения древесины в естественных условиях (Оганова, 1954а) и раковых заболеваний ясеня (Оганова, 1954б) и М. А. Примаковской (1958), изучавшей некротические болезни вяза.

Представления о микробицетах ТОЛ существенно расширились в результате исследований Н. А. Черемисинова (1967, 1968, 1970, 1971, 1973, 1975). Считая изучение видового состава грибов и характера их взаимоотношений с высшими растениями и между собой в растительном сообществе актуальной задачей лесной биогеоценологии (Черемисинов, 1967), он уделял большое внимание также и еще мало изученным в тот период микроскопическим грибам, паразитирующим на ветвях и листьях древесных и травянистых растений, а также разлагающим опад и лесную подстилку.

В более поздний период знания о консортах дуба и их роли в насаждениях ТОЛ были пополнены Н. Н. Селочник (Селочник, 2015; Selochnik et al., 2015), изучавшей офиостомовые грибы (*Ophiostomataceae*) на этой породе, а также занимавшейся совместно с А. Ф. Ильюшенко и Н. К. Кондрашевой исследованием микробиоты листьев дуба, лесного опада и подстилки в дубравах опытного лесничества (Селочник и др., 1994; Селочник, 2015).

Собственные сборы осуществляются автором в рамках фитопатологического мониторинга насаждений ТОЛ начиная с 2014 г. Отбор образцов проводится в ходе рекогносцировочного маршрутного обследования и детального обследования насаждений на пробных площадях в нагорной и пойменной частях лесного массива в разные периоды времени. Образцы грибов хранятся в личной коллекции автора, отдельные экземпляры переданы в Микологический гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

### Результаты и обсуждение

Согласно литературным данным, в разные периоды исследований в насаждениях Теллермановского опытного лесничества было выявлено

более 114 видов сумчатых и несовершенных грибов, связанных в своем развитии с теми или иными древесными породами. В результате личных сборов автора этот список пополнился еще на 20 видов, не упоминавшихся ранее для этой территории. Таким образом, в общей сложности для насаждений ТОЛ на данный момент известно более 134 видов грибов-микробицетов (из числа сумчатых и несовершенных), включая несколько сумчатых грибов с относительно крупными плодовыми телами.

Ниже для каждой рассматриваемой древесной породы дается перечень грибов, идентифицированных до вида и когда-либо отмечавшихся на этой породе. Их названия приведены в соответствии с базой данных *Index Fungorum* (БД IF), дополнительно указаны синонимичные названия, упоминаемые в цитируемой литературе. Названия грибов, фигурирующих в БД IF, но неясных с точки зрения современной систематики, полужирным шрифтом не выделены. Известные ранее виды, но не отмечавшиеся в прежних исследованиях на данной породе, отмечены \*. Виды, выявленные автором на территории ТОЛ впервые, отмечены \*! В списках представлены сначала филлотрофные патогенные виды, затем сапротрофные, далее – лигнотрофные патогенные и затем сапротрофные грибы.

**Сумчатые и несовершенные грибы на дубе.** Все основные лесообразующие породы, произрастающие в ТОЛ, характеризуются наличием большого числа грибов-консортотрофов. Дуб – одна из наиболее изученных здесь пород. В результате прежних исследований на ней было выявлено почти 4 десятка микробицетов. В недавнее время этот список был дополнен еще одним видом – *Kretzschmaria deusta* (Hoffm.) P.M.D. Martin (Колганихина, 1917а).

*Erysiphe alphitoides* (Griffon & Maubl.) U. Braun & S. Takam. [= *Microsphaera alphitoides* Griffon & Maubl.] – **наиболее значимый для насаждений ТОЛ патогенный вид** среди филлотрофных микробицетов, вызывает мучнистую росу листьев и побегов дуба. На протяжении многих десятилетий заболевание, вызываемое *E. alphitoides*, встречается здесь во всех типах дубняков на растениях разного возраста и происхождения. Во все периоды исследований с момента образования стационара разные исследователи уделяли особое внимание этому патогену (Вакин, 1954; Шуманов, 1954; Черемисинов, 1967, 1968, 1970; Селочник и др., 1994; Селочник, 2015). Характер и степень поражения дере-

вьев болезнью отличаются в разные годы. Это зависит не только от погодных условий, но и от частоты и степени объедания листвы листогрызущими вредителями. Сильнее поражаются дубки, поврежденные зимой лосями и оленями. Мучнистая роса в отдельные годы имеет очень сильное распространение, приобретая эпифитотический характер, и приводит к преждевременному усыханию и опадению листвы, предрасполагая развитие других заболеваний, способствующих дальнейшему ослаблению деревьев, в частности сосудистого микоза. В последние четыре года на территории опытного лесничества болезнь была отмечена повсеместно в слабой либо умеренной степени, и только в 2014 г. на фоне продолжительного засушливого периода наблюдалось сильное поражение молодых дубков в пойменных насаждениях.

*Amphiportha leiphaemia* (Fr.) Butin [= *Gloeosporium quercinum* Westend.] – другой распространенный в ТОЛ патогенный вид, вызывает бурую пятнистость листьев дуба. Впервые был отмечен здесь Н. А. Черемисиновым (1975) на опавших осенью дубовых листьях. По наблюдениям Н. Н. Селочник (2015), гриб встречается часто на живых деревьях.

*Ascochyta quercus* Sacc. & Speg. (в настоящее время, согласно БД IF, ясности касательно этого вида нет, однако он фигурирует в сводке В. А. Мельника (Mel'nik, 2000) по р. *Ascochyta* Lib) – на опавших осенью листьях дуба, возбудитель белой пятнистости (Черемисинов, 1975).

Существенно более разнообразен на дубе комплекс филлотрофных сапротрофов. Среди грибов, обитающих на листьях летнего опада (опавшие, а также висящие на деревьях летом отмершие листья), много эпифитных видов, развивающихся в значительных количествах на поверхности живых растений и не причиняющих им существенного вреда (Черемисинов, 1975). При жизни растений эпифитные грибы развиваются главным образом за счет органических и минеральных веществ, выделяемых растением в процессе жизнедеятельности, и не оказывают вредного влияния до его отмирания. Как только растение отмирает, оно становится объектом воздействия сапротрофных грибов, которые активно разрушают листья летнего опада. На таких листьях поселяются *Epicoccum neglectum* Desm., *Coniothecium quercinum* Sacc., *Polyscytalum sericeum* Sacc. и *Tubeufia cerea* (Berk. & M.A. Curtis) Höhn. [= *Helicosporium vegetum* Nees].

Другие сапротрофные виды, некоторые из них являются весьма активными разрушителями лесной подстилки, были зарегистрированы на перезимовавших листьях, опавших осенью в конце вегетации. К числу главных видов на этой стадии разложения лесной подстилки Н. А. Черемисинов (1975) относит следующие грибы-микромикеты:

*Mycosphaerella maculiformis* (Pers.) J. Schröt. – на опавших осенью и перезимовавших дубовых листьях, широко распространен, активный разрушитель листового опада;

*Ramularia endophylla* Verkley & U. Braun (с ?; полной ясности, соответствует ли в действительности указанный вид тому, который был выявлен Н. А. Черемисиновым (*Mycosphaerella punctiformis* (Fr.) Schroet.), нет, поскольку в БД IF в сходном синонимичном названии комбинация авторов приводится иная (*Mycosphaerella punctiformis* (Pers.) Starbäck) – неоднократно отмечался Н. А. Черемисиновым (1967, 1975) на опавших листьях дуба, широко распространен, активный разрушитель листового опада;

*Coccomyces coronatus* (Schumach.) De Not. – на отмерших листьях дуба в снытево-осоковой ясеневой дубраве (Черемисинов, 1967), на дубовых листьях в лесной подстилке (Черемисинов, 1975);

*Coccomyces dentatus* (J.C. Schmidt) Sacc. – на опавших листьях дуба после перезимовки (Черемисинов, 1975).

Помимо названных микроскопических грибов весьма характерной весенней грибной биотой лесной подстилки являются мелкие дискомицеты и различные плесневые грибы. На листьях дуба отмечены следующие виды:

*Lachnum crystallinum* (Fuckel) Rehm (Черемисинов, 1975);

*Lachnum fuscescens* (Pers.) P. Karst. – встречается изредка (Черемисинов, 1975);

*Arachnopeziza aurelia* (Pers.) Fuckel – на дубовых листьях и других органах (Черемисинов, 1975);

*Cladosporium epiphyllum* (Pers.) Nees (с ?; полной ясности, соответствует ли в действительности указанный вид тому, который был выявлен Н. А. Черемисиновым (1967), нет, поскольку в названии с такой же комбинацией им цитируется другой автор (*Cl. epiphyllum* Mart.), нежели в БД IF), – на перезимовавших листьях дуба в снытево-осоковой ясеневой дубраве;

*Coniothyrium quercinum* (Bonord.) Sacc. – на перезимовавших листьях дуба в снытево-осоковой ясеневой дубраве (Черемисинов, 1967).

*Coryneum foliicola* Fuckel выявлен на черешках и толстых жилках дубовых листьев на более поздней стадии разложения подстилки, на 3-й год после опадения листьев, когда отдельные растения уже трудно различимы.

Ассоциированные с дубом лигнотрофные микромицеты представлены патогенными видами (возбудителями сосудистого микоза и некротических заболеваний) и сапротрофными грибами, развивающимися, как правило, в коре усохших ветвей и валежных стволов, а также поселяющимися в древесине на разных стадиях ее разложения.

Специальные исследования по выявлению возбудителей сосудистого микоза дуба и установлению их роли в деградации дубрав лесостепи, основным объектом которых являлись насаждения ТОЛ, проведены Н. Н. Селочник (Selochnik et al., 2015) в 1987–1994 гг. Проведенные ею опыты по искусственному заражению показали слабую патогенность выделенных изолятов *Ophiostoma* на дубе, два из них были идентифицированы до вида:

*Ceratocystis grandicarpa* Kowalski & Butin [= *Ophiostoma grandicarpum* (Kowalski & Butin) Rulamort [as 'grandicarpa']] – в России зарегистрирован недавно;

*Pesotum piceae* J.L. Crane & Schokn. [= *Ophiostoma quercus* (Georgev.) Nannf.] – отмечен как обычный вид.

Е. А. Шумановым и И. Г. Крапивиной выявлен комплекс грибов – возбудителей опоясывающего некроза коры на стволиках молодых дубков вблизи шейки корня (Вакин, 1954; Шуманов, 1954): *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. [= *Alternaria tenuis* Nees], *Fusarium anguoides* Sherb. [= *Fusarium anguoides* var. *caudatum* Sherb.], *Rectifusarium ventricosum* (Appel & Wollenw.) L. Lombard & Crous [= *Fusarium argillaceum* (Fr.) Sacc.], *Truncatella truncata* (Lév.) Steyaert [= *Pestalotia truncata* Lév.]. Это заболевание, носящее местами массовый характер, приводит к гибели растений, но в отличие от полегания, в частности от фузариоза, больные растения не ложатся, как больные сеянцы хвойных.

Далее перечислены виды, вызывающие некрозы ветвей у молодых растений более старшего возраста и взрослых дубов.

*Colpoma quercinum* (Pers.) Wallr. [= *Clithris quercina* (Pers.) P. Karst.]. Е. А. Шуманов и И. Г. Крапивина отмечали гриб на стволиках и ветвях молодых дубков старших возрастов, где он вызывает отмирание ветвей, раковые язвы и гибель дубков (Вакин, 1954). Н. А. Черемисинов (1967)

находил его на сухих ветвях дуба в различных типах дубрав. Позже он отмечал, что этот гриб вызывает засыхание и отмирание, но при этом относится к видам, которые, как и многие сумчатые грибы, развиваются на ветвях деревьев, вызывая их засыхание и отмирание, и способствуют очистке стволов (Черемисинов, 1973). Колпомовый (клитрисовый) некроз дуба наблюдала повсеместно Н. Н. Селочник (2015) на ветвях сухостойных и живых деревьев дуба. В настоящее время *C. quercinum* также является распространенным видом, периодически встречается на усохших ветвях в культурах дуба, степень поражения невысокая.

*Eutypella quaternata* (Pers.) Rappaz [= *Liberella faginea* Desm.] отмечен Е. А. Шумановым и И. Г. Крапивиной также на стволиках и ветвях молодых дубков старших возрастов как патоген, вызывающий отмирание ветвей, раковые язвы и гибель дубков (Вакин, 1954).

*Valsa intermedia* Nitschke [= *Cytospora intermedia* Sacc.] выявлен Н. А. Черемисиновым (1967) на сухих ветвях дуба в солонцевой дубраве. Н. Н. Селочник (2015) наблюдала гриб повсеместно на ветвях сухостойных и живых деревьев.

На усохших ветвях дуба были зарегистрированы следующие виды микроскопических грибов:

*Valsa nivea* (Hoffm.) Fr. [= *Cytospora nivea* (Hoffm.) Sacc.] – на ветвях дуба в пойменных насаждениях (Примаковская, 1958).

*Botryosphaeria quercuum* (Schwein.) Sacc. [= *Botryosphaeria melanops* (Tul. & C. Tul.) G. Winter] – на сухих ветвях в снытево-осоковой ясеневой дубраве (Черемисинов, 1967);

*Coryneum umbonatum* Nees – на сухих ветвях и поросли дуба в пойменных насаждениях (Черемисинов, 1967);

*Diatrypella quercina* (Pers.) Cooke – на сухих ветвях в снытево-осоковой ясеневой дубраве (Черемисинов, 1967);

*Quaternaria morthieri* Fuckel – на ветвях дуба в пойменных насаждениях (Черемисинов, 1967).

Еще два сапротрофных гриба, способны развиваться не только на листовом опаде, о чем уже сообщалось выше, но также и на ветвях. Это свойственно *Lachnum crystallinum* и *Tubeufia cerea* (Черемисинов, 1967).

Нижеследующие сапротрофные микромицеты развиваются на дубовом отпаде и заготовленной древесине.

\*!*Kretzschmaria deusta* (Hoffm.) P.M.D. Martin – на валежном стволе дуба в широколиственном насаждении (кв. 27, 30 IX 2014, Колганихина).



*Daldinia concentrica* (Bolton) Ces. & De Not. – на древесине дуба. По наблюдениям А. Т. Вакина (1954), этот гриб развивается почти исключительно на мертвой древесине дуба, относится к грибам-пионерам, поселяющимся в первые годы после рубки или отмирания дерева и развивающимся преимущественно в тканях луба и в заболони, характеризуется слабой разрушительной способностью. Н. Н. Селочник (2015) свидетельствует о нахождении этого вида на древесных остатках дуба в единичных случаях.

*Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. – на древесине дуба, относится к грибам-пионерам, довольно редок на дубовой древесине (Вакин, 1954).

*Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr. [= *Bulgaria polymorpha* (Oeder) Wettst.] – преимущественно на мертвой древесине дуба, но может паразитировать в живых стволах; относится к грибам-пионерам, довольно редок на дубовой древесине (Вакин, 1954).

Ряд видов грибов-микровицетов, упоминаемых далее, были выявлены Э. А. Огановой (1954) в древесине дуба при изучении естественного ее разрушения в разные периоды после рубки.

*Ceratocystis castaneae* (Vanine & Solovjev) C. Moreau [= *Ophiostoma castaneae* (Vanine & Solovjev) Nannf.] – выделен в чистую культуру из образцов ядра с подпаром (1–3 года после рубки).

*Ophiostoma exiguum* (Hedgc.) Syd. & P. Syd. – выделен в чистую культуру в конце лета из задохнувшейся заболони дубовых кряжей, заготовленных зимой (1-й год после рубки).

*Alternaria humicola* Oudem. – выделен в чистую культуру в конце лета из задохнувшейся заболони дубовых кряжей, заготовленных зимой (1-й год после рубки); из кряжей, хранившихся три весенне-летних периода; из образцов ядра с подпаром (1–3 года после рубки).

*Eidamia catenulata* A.S. Horne & H.S. Will. – выделен в чистую культуру из задохнувшейся заболони (в конце лета из дубовых кряжей, заготовленных зимой, 1-й год после рубки); из кряжей, хранившихся три весенне-летних периода; из менее разрушенных участков кряжей 6-летней давности; из ядра с подпаром (1–3 года после рубки). Представляет собой деревоокрашивающий гриб – один из возбудителей задыхания дуба, не разлагает клеточных стенок, в связи с чем не влияет на прочность древесины.

*Sydowia polyspora* (Bref. & Tavel) E. Müll. [= *Hormonema dematioides* Lagerb. & Melin] – выделен в чистую культуру из задохнувшейся заболони (в конце лета из дубовых кряжей, заготовленных зимой (1-й год после рубки)); из образцов ядра с подпаром (1–3 года после рубки).

*Roscoepoundia croceola* (Sacc.) Kuntze [= *Naemaspora croceola* Sacc.] – выделен в чистую культуру из задохнувшейся заболони (в конце лета из дубовых кряжей, заготовленных зимой, 1-й год после рубки).

**Сумчатые и несовершенные грибы на ясеневе.** Список микровицетов, ассоциируемых с ясенем, на сегодня включает более 21 вида с учетом результатов молекулярно-фитопатологической экспертизы. Из них 7 не указывались для ТОЛ в предшествующих исследованиях, включая 3 вида, приводимых в данной работе впервые. *Xylaria polymorpha*, известный ранее только на дубе (Вакин, 1954), был отмечен также и на ясеневе.

\*! *Phyllactinia fraxini* (DC.) Fuss. – возбудитель мучнистой росы ясеня, идентифицирован методом ДНК-анализа при исследовании образцов пораженных листьев (Колганихина, Пантелеев, 1916). Н. А. Черемисинов (1967, 1968, 1970) на ясеневе отмечал *Phyllactinia suffulta* Sacc. f. *fraxini* DC, но в БД IF такой формы не значится. Утверждать точно, идет речь об одном и том же виде или все же о разных, не представляется возможным, однако судя по сходству автора формы, приводимой Н. А. Черемисиновым, и автора базидиомицеты (*Erysiphe fraxini* DC.), можно предположить, что это тот же самый вид. По проявлению симптомов заболевания, вызываемого *Ph. fraxini* и тем видом, который упоминает Н. А. Черемисинов, прослеживается явное сходство. Наблюдая гриб в снытево-осоковой ясеневой и снытевой ясеневой дубравах (Черемисинов, 1967, 1968), исследователь обращает внимание на большую вредоносность патогена, отмечает, что в низких и влажных местах болезнь развивается особенно сильно и наблюдается в ТОЛ ежегодно, поражая листья всего дерева (Черемисинов, 1970). По нашим наблюдениям, в последние годы мучнистая роса периодически встречалась в нагорной части леса, но степень ее развития была весьма незначительной. Заболевание местами заметно проявлялось на молодом подросте ясеня к концу вегетационного периода 2017 г.

*Passalora fraxini* (DC.) Arx [= *Cercospora fraxini* (DC.) Sacc.] – на опавших листьях, возбудитель коричневой пятнистости листьев ясеня (Черемисинов, 1975).

\*!*Venturia fraxini* Aderh. – на листьях молодого ясеня порослевого происхождения, идентифицирован методом ДНК-анализа (Колганихина, Пантелеев, 1916).

\*!*Hymenoscyphus fraxineus* (Т. Kowalski) Baral, Queloz & – на живых листьях, ветвях и стволах ясеня в нагорных и пойменных насаждениях, возбудитель гименосцифусового (халарового) некроза ясеня, инвазивный вид; идентификационный номер депонированного в генном банке NCBI изолята – KX389179 (Колганихина, Пантелеев, 2016). В настоящий момент катастрофической ситуации на территории ТОЛ не наблюдается, однако с момента первого обнаружения болезнь стала проявляться более заметно. В большей степени заболевание распространено в молодых культурах дуба на порослевом ясеневом, который подлежит удалению во время рубок ухода и на ясеневой поросли вдоль просек.

Ниже представлены сведения о сапротрофных грибах, поселяющихся на листьях ясеня.

*Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. [= *Alternaria tenuis* Nees] – на ясеневых листьях летнего опада, в снытево-осоковой ясеневой дубраве (Черемисинов, 1967).

*Epicoccum neglectum* Desm. – на ясеневых листьях летнего опада (Черемисинов, 1975).

*Mycosphaerellamaculiformis* (Pers.) J. Schröt. – в подстилке на перезимовавших листьях ясеня (Черемисинов, 1975).

*Ramularia endophylla* Verkley & U. Braun (с ?, комментарии см. выше) – в подстилке на перезимовавших листьях ясеня (Черемисинов, 1975).

*Hymenoscyphus albidus* (Gillet) W. Phillips [as '*Hymenoscypha albida*'] – в подстилке на перезимовавших полуразложившихся листьях ясеня (Черемисинов, 1975).

*Colletotrichum dematium* (Pers.) Grove [= *Vermicularia dematium* (Pers.) Fr.] – в подстилке на черешках листьев ясеня, а также клена на 3-й год после опадения (Черемисинов, 1975).

Помимо уже упомянутого выше *Hymenoscyphus fraxineus*, развивающегося как на листьях, так и на ветвях, на данный момент выявлены следующие лигнотрофные микромицеты, ассоциированные с ясенем.

*Eutypa astroidea* (Fr.) Rappaz [= *Endoxylina astroidea* (Fr.) Romell] – на ветвях и стволах ясеня, вызывает эндоксилиновый рак (Оганова, 1954б). По наблюдениям Э. А. Огановой, болезнью поражаются деревья I, II и изредка III классов возраста, ослабленные неблагоприят-

ными условиями произрастания либо отставшие в росте угнетенные деревья. Пораженные деревья обычно усыхают при окольцовывании стволов грибом или ломаются от ветра. Гриб встречается также на ветвях ясеня, отмирающих в процессе очищения ствола от сучьев.

*Libertella fraxinea* Oganova – на ветвях ясеня (Оганова, 1954б). Э. А. Огановой этот гриб был выделен в чистую культуру из аскоспор *E. astroidea*, что дало ей возможность считать *L. fraxinea* несовершенной стадией *E. astroidea*, однако в БД IF оба вида значатся как самостоятельные.

*Hysterographium fraxini* (Pers.) De Not. – на ветвях ясеня, вызывает гистерографиевый некроз ясеня; поражает преимущественно живые, но ослабленные ветви, отмирающие в процессе очищения ствола от сучьев, но может поражать и здоровые; довольно обычен на усыхающей поросли и усыхающих вершинах (Оганова, 1954б). Гриб также был отмечен Н. А. Черемисиновым (1967, 1973) на ветвях ясеня в снытево-осоковой ясеневой и снытевой ясеневой дубравах.

*Strickeria trabicola* (Fuckel) G. Winter – на ветвях ясеня (Оганова, 1954б). Рассматривается как патоген, поражающий кору, камбий и заболонную древесину у молодых стволиков, вызывая засыхание ветвей и образование язв.

*Valsa cypri* (Tul.) Tul. & C. Tul. [= *Cytophoma pruinosa* (Fr.) Höhn., *Cytospora pruinosa* (Fr.) Sacc.] – на побегах, ветвях и стволах молодых деревьев ясеня, вызывает засыхание ветвей и побегов, образование раковых язв на стволах; распространен повсеместно (Оганова, 1954б). По нашим наблюдениям, гриб нередко развивается на ветвях ясеня, усыхающих от гименосцифусового некроза.

*Daldinia concentrica* (Bolton) Ces. & De Not. – на стволах ясеня; отмечены случаи перехода к паразитическому образу жизни, на молодых деревьях гриб может распространяться от поврежденных участков на живую часть ствола, поражать луб, камбий и периферические слои древесины, образуя сухобочины и белую заболонную гниль (Оганова, 1954б).

\*!*Acanthonitschkea tristis* (J. Kickx f.) Nannf. – на валежной ветви ясеня в молодых культурах дуба (кв. 37, 6 VII 17, собр. Колганихина, опр. Попов).

\*!*Cryptosphaeria eunomia* (Fr.) Fuckel – на валежной ветви ясеня в распадающемся дубняке с кленом, липой и ясенем снытево-осоковым (кв. 37, 6 VII 17, собр. Колганихина, опр. Попов).

\*!*Graphostroma platystomum* (Schwein.) Piroz. [as '*platystoma*'] [= *Diatrype platystoma*

(Schwein.) Berk.] – на валежной ветви ясеня в молодых культурах дуба (кв. 37, 6 VII 17, собр. Колганихина, опр. Попов).

\*!*Fusarium solani* (Mart.) Sacc. – в заболонной древесине свежевetroвального дерева ясеня, идентифицирован методом ДНК-анализа (Колганихина, 2017б).

\**Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. – на пне спеленного дерева ясеня в ясеневнике с дубом, кленом и липой (кв. 52, 29 IX 2017, Колганихина).

**Сумчатые и несовершенные грибы на липе.** В отношении микромицетов липа является наименее изученной древесной породой. Судя по опубликованным ранее данным, на ней было отмечено только 2 вида. В настоящее время это количество увеличилось до 9, включая 1 вид – *Thyrostroma compactum* (Sacc.) Höhn., известный для ТОЛ по предыдущим исследованиям, но на липе прежде не упоминавшийся (Колганихина, 2017б). Почти все выявленные виды обладают патогенными свойствами.

\*!*Apiognomonina errabunda* (Roberge ex Desm.) Höhn. [= *Gloeosporium tiliae* Oudem.] – на живых листьях липы в ясеневнике с кленом, липой и дубом, вызывает кремовую пятнистость; в 2016 г. наблюдалось поражение отдельных деревьев в сильной степени (Колганихина, 2017а).

\*!*Paracercosporidium microsorum* (Sacc.) U. Braun, C. Nakash., Videira & Crous [= *Cercospora microsora* Sacc.]; в БД IF по состоянию на январь 2017 г. *C. microsora* фигурировал как синоним *Mycosphaerella millegrana* (Cooke) J. Schröt., но по состоянию на 20 мая 2018 г. в действительности им не является, на живых листьях липы вызывает темно-бурую пятнистость, повсеместно, степень поражения слабая (Колганихина, 2017а).

\*!*Paraconiothyrium tiliae* (F. Rudolphi) Verkley & Gruyter [= *Asteroma tiliae* F. Rudolphi] (с ?, требуются дополнительные образцы для анализа) – отмечен единично на опавших листьях в распадающемся дубняке с кленом, липой и ясенем снытево-осоковым (кв. 37, 04 X 1917, Колганихина) и на липовом подросте в липняке с дубом, осинкой, березой и кленом волосисто-осоковым (кв. 27, 03 X 2017, Колганихина); вызывает фиолетовую пятнистость листьев.

*Septoria tiliae* Westend. – на опавших в конце вегетационного периода листьях, возбудитель коричневой пятнистости (Черемисинов, 1975).

\**Thyrostroma compactum* (Sacc.) Höhn. [= *Stegosporium compactum* Sacc. (в отечественной литературе как *Steganosporium compactum*)] – на ветвях липы в кронах взрослых деревьев, на во-

дяных побегах по стволу, на подросте; повсеместно; вызывает тиростромоз, степень поражения слабая, редко средняя (Колганихина, 2017б).

*Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. [= *Tubercularia vulgaris* Tode] – на ветвях липы в снытевой липовой дубраве (Черемисинов, 1967). В ходе авторских сборов гриб отмечен в большом количестве на ветвях липы в кроне ветровального дерева после перезимовки в ясеневнике с кленом и липой (кв. 8, 18 IV 1917).

\*!*Exosporium tiliae* Link [= *Helminthosporium tiliae* (Link) Fr. [as 'Helmisporium']] – на усохших тонких ветвях и водяных побегах липы в нагорной части леса, в низовье оврага (Колганихина, 2017а).

\*!*Coronophora gregaria* Fuckel – на ветвях липы в кроне ветровального дерева после перезимовки (кв. 8, 18 IV 2017, собр. Колганихина, опр. Попов).

\*!*Biscogniauxia cinereolilacina* (J.H. Mill.) Pouzar – преимущественно на стволах ослабленных, усыхающих и сухостойных деревьев липы в нагорной и пойменной частях леса, нередко; вызывает бискогниоксиновый некроз стволов и ветвей (Колганихина, 2017а).

**Сумчатые и несовершенные грибы на клене.** Согласно литературным данным, на территории ТОЛ было выявлено 15 видов микроскопических грибов, обитающих на разных представителях рода *Acer*. В последнее время их количество увеличилось до 20 видов. Не указывались ранее на клене, хотя и были отмечены в ТОЛ на других породах, *Daldinia concentrica* и *Xylaria polymorpha*. В большей степени изучены консорты клена остролистного, некоторые данные имеются по клену полевому и татарскому (*A. tataricum*).

*Sawadaea bicornis* (Wallr.) Homma [= *Uncinula aceris* (DC.) Sacc.] – на листьях и побегах, вызывает мучнистую росу клена. По наблюдениям А. Т. Вакина (1954), мучнистая роса заметно вредит клену остролистному в молодом возрасте. Н. А. Черемисинов отмечал это заболевание на клене полевом в снытевой липовой дубраве и на клене татарском в солонцовой дубраве и пойменных насаждениях лесничества (Черемисинов, 1967, 1968). По его наблюдениям, болезнь, вызываемая *S. bicornis*, сильно распространена в пойме, в нагорной же части леса этот вид поражает растения, находящиеся в относительно влажных микроусловиях (Черемисинов, 1970). Нами зафиксированы отдельные случаи развития заболевания на вторичных



листьях подроста клена остролистного в нагорных насаждениях (степень поражения слабая). На листьях клена татарского в пойме болезнь встречается часто, местами растения поражены в сильной степени.

***Rhytisma acerinum*** (Pers.) Fr. – на листьях клена остролистного и полевого (Вакин, 1954), вызывает черную пятнистость листьев. По наблюдениям А. Т. Вакина (1954), больные листья располагаются в нижней части кроны, в подросте и во втором ярусе клен остролистный поражается грибом сильнее, чем в первом ярусе. Черная пятнистость заметно вредит клену остролистному в молодом возрасте. Болезнь сильно распространяется в дождливое лето. Также А. Т. Вакин (1954) отмечает, что это же заболевание встречается в ТОЛ и на клене полевом, но только в значительно больших размерах, чем на клене остролистном. Н. А. Черемисинов (1967) фиксировал *Rh. acerinum* на листьях клена остролистного в снытево-осоковой ясеновой и снытевой липовой дубравах, а также на опавших листьях в конце вегетации и после перезимовки (Черемисинов, 1975). В ходе собственных наблюдений гриб отмечен на листьях подроста клена остролистного и в кронах взрослых деревьев. Заболевание, вызываемое *Rh. acerinum*, распространено повсеместно, встречается часто. В 2016 и 2017 гг. деревья местами были поражены в сильной степени, растения в подросте и во 2-м ярусе поражались сильнее, особенно в нижней части кроны, что соответствует наблюдениям А. Т. Вакина (1954).

***Phyllosticta aceris*** Sacc. – на опавших в конце вегетации листьях клена, возбудитель красной бурой пятнистости (Черемисинов, 1975).

***Mycocentrospora acerina*** (R. Hartig) Deighton [= *Cercospora acerina* R. Hartig] – на опавших в конце вегетации листьях клена, возбудитель коричневой пятнистости (Черемисинов, 1975).

***Epicoccum neglectum*** Desm. – на кленовых листьях летнего опада (Черемисинов, 1975).

***Mycosphaerella maculiformis*** (Pers.) J. Schröt. – в подстилке на перезимовавших кленовых листьях (Черемисинов, 1975).

***Ramularia endophylla*** Verkley & U. Braun (с ?, комментарии см. выше) – в подстилке на перезимовавших листьях клена (Черемисинов, 1975).

***Naevula perexigua*** (Roberge ex Desm.) K. Holm & L. Holm [= *Naevia minutissima* (Auersw.) Rehm] – на перезимовавших кленовых листьях; активный разрушитель листьев подстилки (Черемисинов, 1975).

***Vermicularia herbarum*** Westend. – на черешках перезимовавших листьев клена, обильно (Черемисинов, 1975).

***Vermicularia petiolicola*** Brunaud – на черешках перезимовавших листьев клена остролистного; в снытево-осоковой ясеновой дубраве (Черемисинов, 1967, 1975).

***Colletotrichum dematium*** (Pers.) Grove [= *Vermicularia dematium* (Pers.) Fr.] – на черешках клена (также ясеня) в подстилке на 3-й год после опадения листьев (Черемисинов, 1975).

***Alternaria alternata*** (Fr.) Keissl. [= *Alternaria tenuis* Nees] – на тонких веточках и сухих однолетних побегах клена татарского в пойменных насаждениях (Черемисинов, 1967).

***Cladosporium herbarum*** (Pers.) Link – на тонких веточках и сухих однолетних побегах клена татарского в пойменных насаждениях (Черемисинов, 1967).

***Cytospora microspora*** Rabenh. [= *Naemaspora microspora* Corda] – на сухих ветвях клена полевого в солонцовой дубраве (Черемисинов, 1967).

\****Sarcoscypha coccinea*** (Gray) Boud. – на старых валежных ветвях клена в распадающемся дубняке с кленом, липой и ясенем снытево-осоковым (кв. 37, 19 IV 2017, собр. Колганихина, опр. Попов).

***Bulgaria inquinans*** (Pers.) Fr. [= *Bulgaria polymorpha* (Oeder) Wettst.] – на мертвой древесине клена в числе грибов-пионеров (Вакин, 1954).

\****Xylaria polymorpha*** (Pers.) Grev. – на пнях и валежных стволах клена остролистного в распадающемся дубняке с кленом, липой и ясенем снытево-осоковым (кв. 37, 28 IX 2017, собр. Колганихина, опр. Попов).

\****Kretzschmaria deusta*** (Hoffm.) P.M.D. Martin – на валежных стволах клена остролистного в распадающемся дубняке с кленом, липой и ясенем снытево-осоковым (кв. 37, 28 IX 2017, собр. Колганихина, опр. Попов).

\****Daldinia concentrica*** (Bolton) Ces. & De Not. – на пнях и валежных стволах клена остролистного, также на стволе живого дерева в области механической раны (одна находка) в распадающемся дубняке с кленом, липой и ясенем снытево-осоковым (Колганихина, 19176).

**Сумчатые и несовершенные грибы на ильмовых породах.** Для территории ТОЛ в настоящее время известно более 20 видов микроскопических грибов, ассоциированных с произрастающими здесь представителями рода *Ulmus* (вяз, ильм и берест (*U. minor*)).



В последнее время этот список пополнился 3 видами, 2 из которых ранее еще не упоминались. Также на ильмовых ранее не был отмечен гриб *Xylaria polymorpha*, который был известен на дубе (Вакин, 1954) и, как выяснилось в ходе личных сборов, встречается в ТОЛ еще на ясене и клене остролистном.

Почти все выявленные на ильмовых породах микромицеты являются лигнотрофами, филлотрофные грибы на данный момент представлены только 2 видами.

***Dothidella ulmi*** (C.-J. Duval) G. Winter – на опавших в конце вегетации листьях вяза, возбудитель черной пятнистости листьев (Черемисинов, 1975). На живых листьях вяза гладкого в пойменном насаждении, степень поражения слабая, единственная находка (кв. 30, 01 X 2016, Колганихина).

***Mycosphaerella ulmi*** Kleb. [= *Cylindrosporium ulmi* (Fr.) Vassiljevsky] – на листьях вяза в снытево-осоковой ясеновой дубраве и ильма в пойменных насаждениях (Черемисинов, 1967).

Среди лигнотрофных микромицетов преобладают сапротрофные грибы и факультативные паразиты, но есть и опасные патогены.

***Ophiostoma ulmi*** (Buisman) Nannf. [= *Ceratocystis ulmi* (Buisman) C. Moreau; *Graphium ulmi* M.B. Schwarz] – на ветвях и стволах, вызывает голландскую болезнь ильмовых пород. На территории Теллермановского опытного лесничества, как и вообще в массиве, болезнь в 30-е годы прошлого столетия приняла угрожающие размеры и погубила много вяза и ильма, позже, в начале 1950-х, степень ее развития уменьшилась (Вакин, 1954). Однако в конце 1950-х начался новый виток голландской болезни, охватившей как нагорные, так и пойменные дубравы всего массива (Линдеман, 1975). За более чем два десятилетия, прошедших с того времени, полностью распались пойменные и овражные вязовники и почти исчез из второго яруса нагорных дубрав ильм. В последующий период продолжали усыхать единично сохранившиеся вязы в пойме, бересты на южных склонах и порослевые деревца вяза и ильма на вырубках, где начиная с 10–12-летнего возраста уже образовывались настоящие очаги голландской болезни.

В 1999–2002 гг. продолжающееся усыхание ильмовых в ТОЛ совместно с В. В. Рубцовым изучала Н. Н. Селочник (2015). Точно идентифицировать вид возбудителя по морфологическим признакам коремальных спороношений

ей не удалось. Возможно, катастрофическое усыхание ильмовых (явление носило массовый характер, патологический процесс проходил быстротечно) обусловлено здесь развитием более агрессивного патогена – *Ophiostoma novo-ulmi* Brasier. Однако на этот счет существует и другая точка зрения. Так, специалист-энтомолог ИЛАН РАН А. В. Петров полагает, что основной причиной массовой гибели ильмовых может быть бактериоз (из устной беседы с А. В. Петровым). В пользу этой версии, по его мнению, свидетельствует тот факт, что увядание деревьев очень часто происходит без заселения их ильмовыми заболонниками – переносчиками голландской болезни. Таким образом, действительная роль голландской болезни в усыхании ильмовых пород в насаждениях Теллермановского опытного лесничества до конца не ясна, как не ясен и состав ее возбудителей. Эти вопросы требуют проведения специальных исследований.

***Thyrostroma compactum*** (Sacc.) Höhn. [= *Stegonsporium compactum* Sacc., в отечественной литературе как *Steganosporium compactum*] – на ветвях и стволах ильмовых, вызывает тиростромоз. М. А. Примаковская (1958) наблюдала гриб на всех произрастающих в ТОЛ видах *Ulmus*. Н. А. Черемисинов (1967) отмечал его на ветвях живого дерева вяза в пойменных насаждениях. В настоящее время заболевание по-прежнему встречается в разных частях лесного массива, не имеет при этом существенного значения, особенно на фоне неблагоприятной ситуации, сложившейся в отношении ильмовых. Нами *Th. compactum* найден на усохших водяных побегах ильма в нагорной части леса, а также на усохших побегах живых вязов в пойменном насаждении.

***Winterella hypodermia*** (Fr.) J. Reid & C. Booth [= *Cryptosporella hypodermia* (Fr.) Sacc.] (с ?, имеются несовпадения по автору в названии, цитируемом М. А. Примаковской (1958) (*Cryptosporella hypodermia* (Fr.) Fuckel), и в сходном синонимичном названии гриба, фигурируемом в БД IF). В качестве конидиальной стадии *C. hypodermia* М. А. Примаковская (1958), наблюдавшая последовательное развитие обеих стадий на пораженных ветвях, рассматривает *Cryptosporium hypodermium* sp. nova (в БД IF не значится). Гриб поражает в ТОЛ разные виды *Ulmus*, вызывает усыхание кроны при окольцовывании им части ветвей и ствола, образование сухобочин на стволах

и ветвях и усыхание подроста. Наибольший вред он приносит ильмовым породам, произрастающим в условиях сильного затенения. В прошлом, по данным М. А. Примаковской (1958), усыхание ильма во втором ярусе нагорной дубравы Теллермановского массива от этого гриба в среднем достигало 11,8 %, а местами до 20–40 %.

***Dothiorella ulmi* Verrall & C. May** – на ветвях язвов в пойменных насаждениях, считается опасным патогеном ильмовых пород, главным образом вяза (Примаковская, 1958). Гриб вызывает усыхание тонких однолетних концевых побегов, что, в свою очередь, провоцирует развитие водяных побегов. В результате такого многократного поражения ветвей дерево перестает давать приросты. На ветвях большего диаметра гриб образует раковые язвы. Заболевание распространено в пойменной части лесного массива.

***Camarosporium cruciatum* (Fuckel) Sacc.** – на ветвях и стволах главным образом молодых деревьев, поражает все произрастающие в ТОЛ виды ильмовых пород, приводит к образованию раковых язв на ветвях и стволах и усыханию поросли с вершины (Примаковская, 1958). М. А. Примаковской установлено, что наибольший вред гриб приносит ильмовым в наиболее увлажненных местах произрастания. В Теллермановском лесном массиве она наблюдала его преимущественно в пойменных насаждениях на язвовом подросте, который местами был поражен почти полностью (до 100 %). В нагорной дубраве поражения этим грибом берестов и ильмов в виде отдельных ветвей в кроне встречались редко.

***Diplodia melaena* Lév.** – на ветвях и стволах всех произрастающих в ТОЛ видов ильмовых, вызывает лентовидные некрозы и раковые язвы на ветвях и стволах с гладкой корой (Примаковская, 1958). Автор свидетельствует о большой вредоносности гриба в пойменных насаждениях и на приречных террасах лесного массива. По ее наблюдениям, патоген поражал стволы ильмовых пород 10–15-летних язвов очагами, местами количество пораженных деревьев достигало 40 % и больше.

***Cytospora populina* (Pers.) Rabenh.** [= *Cytospora ambiens* Sacc., *Valsa ambiens* (Pers.) Fr.] – на ветвях и стволах ильма и береста в нагорной части лесного массива, вызывает некроз ветвей и стволов, поражает ильмы в расстроенных древостоях (Примаковская, 1958).

***Valsa nivea* (Hoffm.) Fr.** [= *Cytospora nivea* (Hoffm.) Sacc.] – на ветвях ильмовых пород, распространен главным образом в пойменных древостоях, вызывает некрозы и раковые язвы на ветвях и стволах с гладкой корой, поражает также поросль (Примаковская, 1958). По наблюдениям М. А. Примаковской (1958), гриб причиняет довольно большой вред, особенно подросту и культурам, произрастающим в пойменных насаждениях, поражает ильмы в расстроенных древостоях.

***Nectria cinnabarina* (Tode) Fr.** [= *Tubercularia vulgaris* Tode] – на усохших и усыхающих ветвях различных ильмовых пород в комплексе с другими лигнотрофными грибами (Примаковская, 1958).

***Coniothorium insitivum* Sacc.** – на ветвях ильмовых пород (Примаковская, 1958).

***Seiridium intermedium* (Sacc.) B. Sutton** [= *Coryneum intermedium* Sacc.] – на ветвях ильмовых пород (Примаковская, 1958).

***Hendersonia ulmea* P. Karst.** – на ветвях ильма в нагорной части леса совместно с *C. hypodermium*, нечасто (Примаковская, 1958).

***Macrophoma leucorrhodia* Sacc.** – на ветвях ильмовых пород в комплексе с другими лигнотрофными грибами, нечасто (Примаковская, 1958).

***Tubercularia nigricans* (Bull.) Link** – на сухих ветвях вяза и валежнике в пойменных насаждениях (Черемисинов, 1967).

***Cucurbitaria naucosa* (Kunze & J.C. Schmidt) Fuckel.** – на усохших тонких концевых ветвях вяза в пойменных древостоях, единично (Примаковская, 1958).

\*!***Anisogramma apiospora* (Ellis & Everh.) Merezko** – на усохших ветвях *Ulmus* sp. в пойменном насаждении (кв. 30, 20 IV 17, собр. Колганихина, опр. Попов).

\*!***Bisporella citrina* (Batsch) Korf & S.E. Carp.** – на валежном стволе вяза шершавого в широколиственном насаждении в нагорной части массива (кв. 37, 29 IX 17, собр. Колганихина, опр. Попов).

***Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr.** [= *Bulgaria polymorpha* (Oeder) Wettst.] – на мертвой древесине ильмовых (также на древесине дуба и клена) в числе грибов-пионеров, развивающихся на пнях (Вакин, 1954).

\****Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev.** – на старом пне от буреломного дерева вяза шершавого в широколиственном насаждении в нагорной части массива (кв. 36, 04 VII 1917, Колганихина).

## Заключение

Приведенные сведения о сумчатых и несовершенных грибах на широколиственных породах в ТОЛ носят предварительный характер, поскольку исследования продолжаются, и данные о составе грибов-консортов, их трофической специализации и распространении периодически обновляются. Тем не менее представленные материалы, полученные в результате обобщения литературных и собственных данных, можно рассматривать как часть информационной базы, формируемой в целях ведения фитопатологического мониторинга и мониторинга биологического разнообразия лесных биогеоценозов на территории Теллермановского опытного лесничества, которая будет также актуальной и для всего Теллермановского лесного массива.

Автор выражает благодарность специалистам Института леса НАН Беларуси – в.н.с. О. Ю. Баранову и с.н.с. С. В. Пантелееву за проведенную молекулярно-фитопатологическую экспертизу ряда образцов поражений ясеня. Также автор глубоко признателен сотруднику БИН РАН Е. С. Попову за консультации, проверку и помощь в определении нескольких видов сумчатых грибов.

Исследования выполнены в рамках плановой темы ИЛАН РАН.

## ЛИТЕРАТУРА

- Вакин А. Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Труды Института леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 16. С. 5–109.
- Колганихина Г. Б., Пантелеев С. В. Первое обнаружение опасного фитопатогенного гриба *Hymenoscyphus fraxineus* в Теллермановском лесу (южная лесостепь европейской части России) // Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах: Материалы II Междунар. науч. конф., г. Минск – д. Каменюки, Беларусь, 20–23 сентября 2016 г. Минск: Колорград, 2016. С. 115–118.
- Колганихина Г. Б. К изучению дендротрофных грибов Теллермановского леса: Материалы 4 съезда микологов России, Москва, 12–14 апреля 2017 г. М.: Национальная академия микологии, 2017а. Т. 6. С. 217–219.
- Колганихина Г. Б. Некоторые результаты изучения дендротрофной микобиоты Теллермановского леса // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению: Материалы междунар. науч. конф., посв. 100-летию кафедры ботаники Тверского гос. ун-та (Тверь, 8–11 ноября 2017 г.). Тверь: Твер. гос. ун-т, 2017б. С. 165–168.
- Линдеман Г. В. Массовое усыхание ильмовых пород // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 222–224.
- Оганова Э. А. Естественное разрушение древесины дуба // Труды Ин-та леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954а. Т. 16. С. 129–143.
- Оганова Э. А. К биологии грибов, возбудителей раковых болезней ясеня // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954б. Вып. 3. С. 54–63.
- Примаковская М. А. О некоторых грибах – возбудителях некрозов ильмовых пород // Сообщ. Ин-та леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1958. Вып. 10. С. 50–61.
- Селочник Н. Н. Состояние дубрав Среднерусской лесостепи и их грибные сообщества / Отв. ред. М. Г. Романовский. М.: Ин-т лесоведения РАН, 2015. 216 с.
- Селочник Н. Н., Ильюшенко А. Ф., Кондрашова Н. К. Мучнистая роса дуба и распределение ее в пологе насаждения // Лесоведение. 1994. № 4. С. 61–70.
- Черемисинов Н. А. Синузии микромицетов некоторых дубрав Теллермановского леса // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 6. С. 479–487.
- Черемисинов Н. А. Мучнисто-росяные грибы как компоненты некоторых лесных биогеоценозов Теллермановского опытного лесничества Воронежской области // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Учен. зап. (Пермский гос. пед. ин-т). 1968. Т. 64. С. 360–364.
- Черемисинов Н. А. Мучнисто-росяные грибы Теллермановского опытного лесничества // Взаимоотношения компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках. М.: Наука, 1970. С. 182–199.
- Черемисинов Н. А. Ржавчинные грибы Теллермановского леса // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5, вып. 2. С. 126–133.
- Черемисинов Н. А. Некоторые итоги исследований микофлоры Теллермановского леса // Тез. докл. совещ. «Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии» (Москва, 17–19 декабря 1973 г.). М., 1973. Вып. 2. С. 33–35.
- Черемисинов Н. А. Грибы – активные разрушители лесного опада и подстилки // Дубравы лесостепи в биогеоценологическом освещении. М.: Наука, 1975. С. 149–154.
- Шуманов Е. А. К вопросу о болезнях и повреждении молодого дуба в Борисоглебском лесном массиве // Труды Ин-та леса АН СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1954. Т. 16. С. 110–128.
- Экосистемы Теллермановского леса / Отв. ред. В. В. Осипов; Институт лесоведения. М.: Наука, 2004. 340 с.
- Selochnik N. N., Pashenova N. V., Sidorov E. et al. Ophiostomatoid fungi and their roles in *Quercus robur* die-back in Tellermann forest, Russia. *Silva Fen.* 2015. Vol. 49. N 5 article id 1328. 16 p.
- Mel'nik V. A. Key to the fungi of the genus *Ascochyta* Lib. (Coelomycetes) / Vadim A. Mel'nik. Berlin: Parey, 2000. 192 p.



# ФИТОПАТОГЕННОСТЬ И МОРФОЛОГО-КУЛЬТУРАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ГРИБОВ *HETEROBASIDION ANNOSUM* S.L., ВЫДЕЛЕННЫЕ ИЗ ОЧАГОВ МАССОВОГО УСЫХАНИЯ ХВОЙНЫХ ЛЕСОВ СИБИРИ

Ю. А. Литовка<sup>1,2</sup>, И. Н. Павлов<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт леса им. В. Н. Сукачёва ФИЦ КНЦ СО РАН, forester24@mail.ru;

<sup>2</sup> Сибирский государственный университет науки и технологий им. М. Ф. Решетнёва, litovkajul@rambler.ru

## Введение

Многочисленные исследования в отечественной и зарубежной литературе характеризуют *Heterobasidion annosum* s.l. как наиболее опасного и вредоносного возбудителя корневых гнилей хвойных растений (Федоров, 1984; Василяускас, 1989; Стороженко, Иголкина, 1991; Korhonen, 2004; Павлов и др., 2008).

В Сибири наибольший вред корневая губка наносит *Pinus sylvestris* L. в ленточных борах Минусинской котловины и Алтайского края. Располагаясь среди степей, на значительном удалении от морей и океанов, они испытывают весь комплекс неблагоприятных климатических воздействий (большие годовые амплитуды колебания температур, малое количество осадков, сухость воздуха). Отмечаемое глобальное увеличение температуры приземного слоя воздуха (МГЭИК, 2014) в большей степени проявляется на границе природных зон, например, в экотоне лес – степь, где температура и особенно осадки являются лимитирующими факторами. Поэтому именно в этих условиях произрастания с изменением лесорастительных условий в первую очередь следует ожидать активизации воздействия корневых патогенов.

Условия для развития фитопатогенных грибов формируются при сочетании ряда неблагоприятных для растения факторов. Наиболее значимыми среди них являются нарушение структуры почвы (образование плотной плужной подошвы, трудно проницаемой для корней древесных растений); общее ослабление древостоя за счет обострения внутривидовой конкуренции; дефицит полезной почвенной микрофлоры; проведение рубок ухода в летний период без обработки свежесрубленных пней, что способствует проникновению первичной инфекции в корневую систему. Следовательно,

любые хозяйственные мероприятия, направленные на повышение жизнеспособности древесных растений, будут способствовать повышению устойчивости насаждений к корневым гнилям.

В целом комплекс таких мероприятий должен быть направлен в первую очередь не на борьбу с корневой губкой, а на ограничение ее патогенности и появления агрессивных форм (придания ей роли «сапротроф – слабый патоген»), что характерно, например, для климаксовых лесов. Отсутствие массовой гибели древесных растений на больших пространствах свидетельствует о наличии природных механизмов, обеспечивающих затухание эпифитотии.

В результате длительного сосуществования автотрофных организмов с патогенными грибами в процессе эволюции должны были быть выработаны сопряженные стратегии не только для выживания, но и для взаимной выгоды на экосистемном уровне. Именно такие стратегии и необходимо использовать для предупреждения массового усыхания хвойных лесов в результате воздействия корневых патогенов на фоне глобального изменения климата.

Исследование фитопатогенных свойств и морфолого-культуральных особенностей штаммов *H. annosum* s.l., выделенных из насаждений с различной степенью патологического отпада, представляет особое значение для разработки новых эффективных технологий защиты леса (конкурирующий биологический контроль).

## Материалы и методы

Объектами исследования служили сибирские штаммы грибов *H. annosum* s.l., изолированные в чистую культуру из плодовых тел корневой губки (рис. 1, И), произраставших на живых деревьях в различных лесных массивах юга Сибири.



В качестве тест-объектов при оценке фитопатогенности использовали поверхностно стерилизованные семена, проростки, сеянцы *Picea abies* (L.) H. Karst. и *P. sylvestris* L.

Культуральные особенности *H. annosum* s.l. исследовали на натуральной (морковный агар) и синтетической (Норкранс-агар) питательных средах в течение 21 суток в температурном диапазоне +10... +22 °C без освещения. Микроструктуры изучали методом светопольной и фазово-контрастной микроскопии в витальных препаратах с использованием микроскопа Olympus CX41 и цифровой камеры Nikon D5100 (Методы экспериментальной микологии, 1982; Бухало, 1983).

Фитопатогенность оценивали при культивировании штаммов на твердой, полужидкой и жидкой питательных средах. В первом случае семена раскладывали на поверхность 10-суточной культуры гриба на мальт-экстракт агаре в чашки Петри (Соколова, 2000) и инкубировали в климатикамере при температуре +20... +22 °C в течение 28 суток. Оцениваемые показатели: жизнеспособность (%); длина главного корня и стебля здоровых проростков (мм); степень поражения проростков (баллы); жизнеспособность выживших растений на свежей культуре гриба (%). Во втором эксперименте семена проращивали на поверхности водного агара (5 %, w/v) при +20 °C в течение 8–10 суток. Проростки с длиной корня 1,5–2,5 см перед инфицированием хранили при температуре +4 °C, после чего размещали их на поверхности 10-суточной культуры гриба таким образом, чтобы корни были погружены в полужидкую среду Норкранс (Olson et al., 2005). Посевы инкубировали в климатикамере при +20... +22 °C с 12-часовым фотопериодом в течение 21 суток. По окончании эксперимента оценивали жизнеспособность растений (%); длину надземной части здоровых проростков (мм); степень поражения проростков (баллы).

Для изучения фитотоксичности метаболитов корневой губки использовали культуральную жидкость, полученную при выращивании грибов на жидкой среде Норкранс и последующей ее фильтрации через мембранные фильтры с диаметром пор 0,45 мкм. Семена погружали в фильтрат на 24 часа и проращивали во влажной камере, оценивая следующие показатели: энергия прорастания (%); лабораторная всхожесть (%); морфометрические показатели стебля и корня (мм); масса сухого проростка (мг) на 21-е сутки

(Методы экспериментальной микологии, 1982). Высокотоксичными считали штаммы, под действием которых лабораторная всхожесть составила 0–30 % от контроля, среднетоксичными – 31–70 %, слаботоксичными – 71–95 %.

## Результаты и обсуждение

**Морфолого-культуральные особенности.** Макроморфологию сибирских штаммов *H. annosum* s.l. исследовали на двух питательных средах при температуре +22 и +10 °C, оценивая диаметр, плотность колонии и высоту мицелия для определения радиальной скорости роста (СР) и ростового коэффициента (РК). Установлено, что все изученные штаммы способны колонизировать *in vitro* натуральную и синтетическую питательные среды при различных температурах, однако ростовые параметры отдельных культур существенно различались (табл. 1, 2).

При +22 °C на натуральной среде (морковный агар) отмечено формирование колоний с хорошо развитым воздушным мицелием белого, реже светло-бежевого цвета (рис. 1, А). Реверс колонии не окрашен, пигмент не образуется. Радиальная скорость роста колоний составила 2,4–5,2 мм/сут. на седьмые сутки культивирования; ростовой коэффициент варьировал в пределах 44–168 (см. табл. 1). В целом 58 % штаммов характеризуются как быстро растущие (СР 4,7–5,2 мм/сут.; РК 121–168); 8 % культур входят в группу медленно растущих (СР 0,9 мм/сут.; РК 44); остальные штаммы обладают средними ростовыми параметрами (СР 2,9–4,1 мм/сут.; РК 77–98).

При изменении натурального состава питательной среды на синтетический морфология колоний большинства культур существенно не отличалась (рис. 1, Б). В отдельных случаях отмечено формирование колоний с чрезвычайно скудным воздушным мицелием либо хорошо развитым ватообразным мицелием, высота которого превысила 10 мм. Радиальная скорость роста *H. annosum* s.l. на среде Норкранс составила 2,4–5,8 мм/сут., при этом у 50 % штаммов этот показатель был выше, чем на морковной среде; значения ростового коэффициента изменялись в широких пределах (17–190) (см. табл. 1). К быстро и медленно растущим культурам были отнесены, соответственно, по 42 % штаммов. У первой группы стабильно высокая радиальная скорость роста (4,4–5,8 мм/сут) и высокий

**РОСТОВЫЕ ПАРАМЕТРЫ ГРИБОВ *HETEROBASIDION ANNOSUM* S.L. ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ  
КУЛЬТИВИРОВАНИЯ +22 °С В ТЕЧЕНИЕ СЕМИ СУТОК**

Штамм	Питательная среда			
	Морковный агар		Норкранс-агар	
	Радиальная скорость роста, мм/сут.	Ростовой коэффициент	Радиальная скорость роста, мм/сут.	Ростовой коэффициент
Ha45-1	5,2	155	4,9	114
Ha45-2	5,2	154	5,3	190
Ha-46	4,8	145	4,4	161
Ha-1	4,7	142	4,5	55
Ha-2	2,4	44	2,8	19
Ha-3	5,7	168	2,4	17
Ha-4	3,3	84	4,2	26
Ha-5	5,1	153	4,9	79
Ha-6	4,1	99	5,8	194
Ha-7	3,9	98	5,8	170
Ha-8	5,1	121	5,2	31
Ha-9	2,9	77	3,4	22

**РОСТОВЫЕ ПАРАМЕТРЫ ГРИБОВ *HETEROBASIDION ANNOSUM* S.L. ПРИ ТЕМПЕРАТУРЕ  
КУЛЬТИВИРОВАНИЯ +10 °С В ТЕЧЕНИЕ 14 СУТОК**

Штамм	Питательная среда			
	Морковный агар		Норкранс-агар	
	Радиальная скорость роста, мм/сут.	Ростовой коэффициент	Радиальная скорость роста, мм/сут.	Ростовой коэффициент
Ha45-1	1,5	103	2,2	115
Ha45-2	1,5	113	2,4	137
Ha-46	1,4	77	2,2	101
Ha-1	2,2	145	0,7	16
Ha-2	0,5	5	1,0	20
Ha-3	0,5	5	1,3	37
Ha-4	0,7	15	0,3	3
Ha-5	1,5	74	1,7	80
Ha-6	1,6	88	0,5	5
Ha-7	1,6	87	0,9	7
Ha-8	1,5	78	2,5	135
Ha-9	1,2	17	1,1	23

ростовой коэффициент (114–190). Для второй группы характерна широкая вариабельность скорости роста (2,4–5,2 мм/сут) на фоне невысоких значений ростового коэффициента (17–31).

Снижение температуры до +10 °С привело к закономерному замедлению ростовых процессов: на морковном агаре радиальная скорость роста на 14-е сутки составила 0,5–2,2 мм/сут; ростовой коэффициент – 5–145; на среде Норкранс, соответственно, – 0,3–2,5 и 3–135 мм/сут. Отмечено снижение доли быстрорастущих

штаммов до 25 % на натуральной среде и до 33 % – на синтетической среде на фоне существенного увеличения доли медленно растущих культур (см. табл. 2). У отдельных штаммов при пониженной температуре отмечены морфологические изменения плотности и цвета колонии (рис. 1, В). В целом на натуральной и синтетической средах в двух температурных режимах на долю быстрорастущих штаммов приходится 17 % от общего количества исследуемых культур; на долю медленно растущих – 8,3 %.



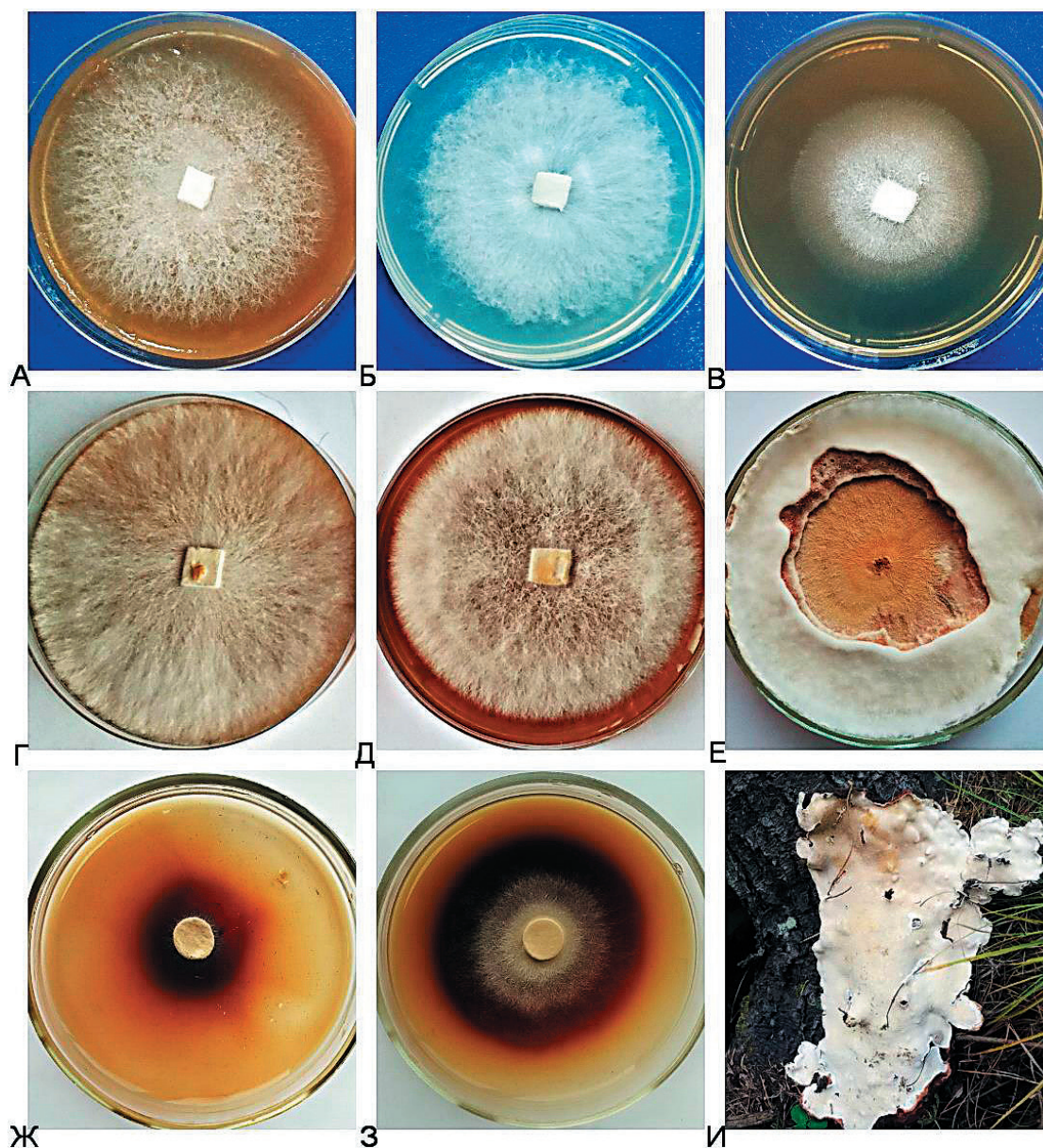


Рис. 1. Морфологические особенности сибирских штаммов *Heterobasidion annosum* s.l. *in vitro* и плодовое тело *in situ*

При культивировании *H. annosum* s.l. на мальт-экстракт агаре при оптимальной температуре не отмечено существенных морфологических отличий: все культуры образуют характерные колонии белого цвета с легким оттенком слоновой кости или светло-бежевого цвета. Воздушный мицелий ватообразный, пушистый; его высота варьирует в пределах 4–11 мм (рис. 1, Г, Д). При старении культуры (более шести недель) в отдельных случаях формируется плотный кожистый слой различных оттенков коричневого цвета (рис. 1, Е) и экссудат; реверс темно-коричневый. При добавлении в питательную среду 0,5 % танина все штаммы синтезируют темно-коричневый

пигмент, при этом диаметр окрашенной зоны в большинстве случаев значительно превышает размер колонии (рис. 1, Ж, З), что свидетельствует о присутствии в среде высокоактивных ферментов лигнолитического комплекса.

**Микроструктуры.** Исследование микроструктур *H. annosum* s.l. не выявило значительных морфологических различий. Все культуры на синтетической среде Норкранс в микрокамерах формирует хорошо развитый септированный мицелий. Гифальная система димитическая. Генеративные гифы воздушного мицелия светлые, полупрозрачные, тонкостенные; ветвление под острым углом, реже – под прямым углом, простое, от умеренного до среднего



(рис. 2, А–В). Ширина гиф в среднем варьирует в пределах 1,5–4,5 мкм, при старении культуры в мицелии формируются цилиндрические вздутия различной протяженности и шириной в среднем 3,5–5 мкм.

Анастомозы умеренные (рис. 2, Б), их протяженность варьирует от 2 до 40 мкм. Пряжки у большинства культур очень редкие, простые, располагаются на прямой широкой гифе, размером 2,0–5,5 мкм. Отмечено формирование клубковидных мицелиальных петель различной плотности (рис. 2, В). С возрастом внутри гиф появляются пустоты, гифы истончаются; на поверхности гиф и в непосредственной близости формируются кристаллоподобные образования кубической формы, вероятно, вследствие отло-

жения солей. Скелетные гифы толстостенные, более темные, светло-коричневые, без перегородок, шириной 2,5–3,5 мкм, формируются в старой части колонии на 30–35-е сутки. Конидиофоры прямостоячие, простые или разветвленные, гиалиновые, до 200 мкм длиной, 4–10 мкм в диаметре, с апикальной конидиогенной везикулой (рис. 2, Г–И). Размеры конидиогенной апикальной клетки варьируют в пределах 6–15 мкм в диаметре, поверхность с коническими зубцами, на которых располагаются конидии. Конидии обильные, форма от яйцевидной до почти шаровидной; одноклеточные, гладкие, гиалиновые. Размеры 3,5–8,0 × 2,5–6,5 мкм.

**Фитопатогенность.** Исследование фитопатогенных свойств *H. annosum* s.l. на твердой

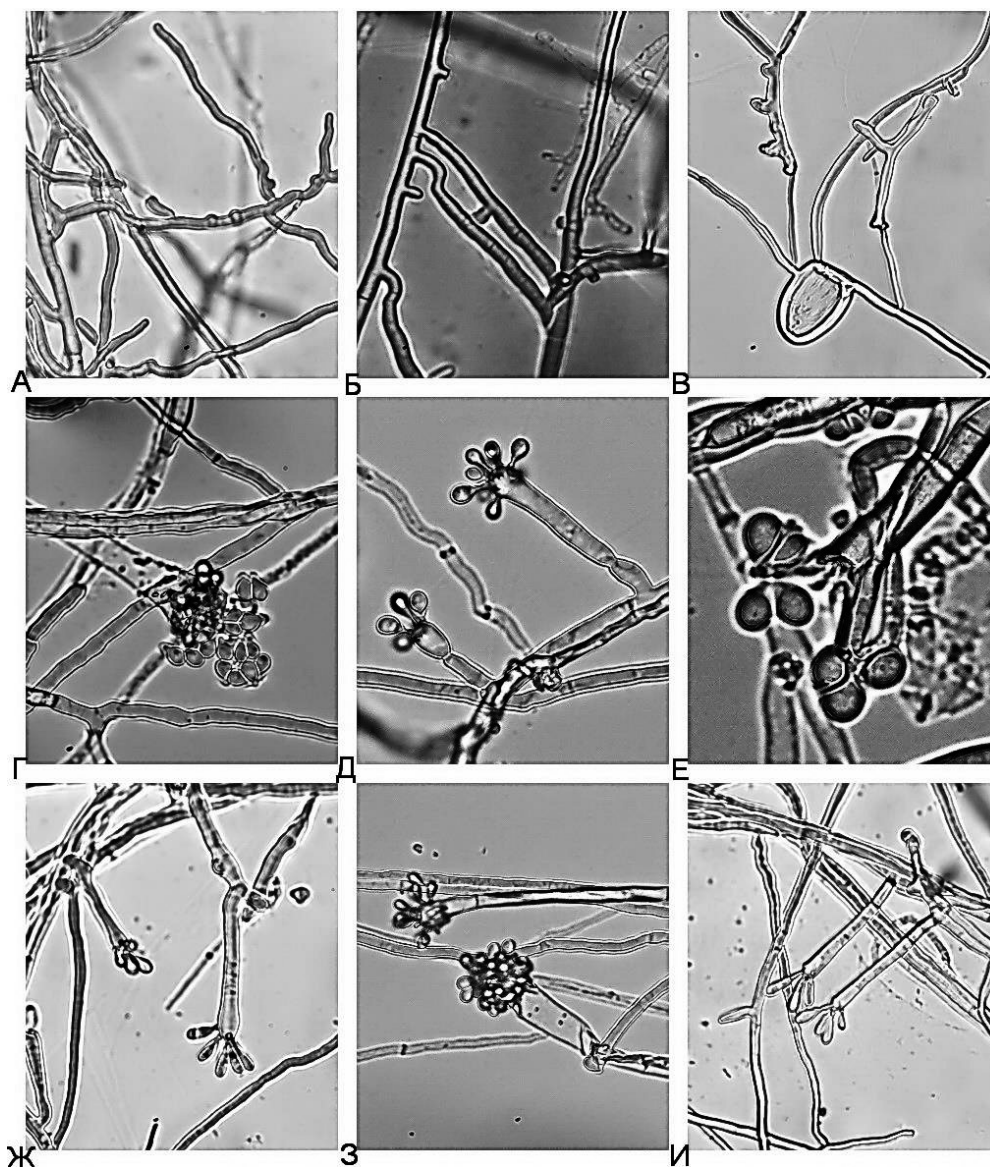


Рис. 2. Микроструктуры сибирских штаммов *Heterobasidion annosum* s.l. на среде Норкранс в микрокамере (x1000, 1500)



питательной среде *in vitro* на семенах и проростках *P. sylvestris* (рис. 3, А) выявило два наиболее вирулентных штамма. Под их влиянием жизнеспособность растений составила 0–47 %; длина главного корня была меньше контрольного показателя в 3,4 раза уже на шестые сутки эксперимента; 100 %-ная гибель опытных растений отмечена на 12–18-е сутки (табл. 3). Большинство культур корневой губки (67 %) оказались менее агрессивными: жизнеспособность растений варьировала в пределах 43–100 %; в отдельных случаях отмечено стимулирование развития проростков сосны. На фоне существенного замедления развития главного корня и надземной части, а также развития некроза различной степени интенсивности, массовой гибели растений на 28-е

сутки вегетации под влиянием этих штаммов не произошло, что свидетельствует об относительной устойчивости к ним семян *P. sylvestris*.

На проростках *P. abies* отмечена аналогичная тенденция проявления фитопатогенности у изучаемых грибов: штаммы На45-1 и На45-2 оказались максимально вирулентными: жизнеспособность растений составила 12 % от контроля; 100 %-ная гибель проростков отмечена на шестые сутки (см. табл. 3). Остальные исследуемые культуры характеризуются средней и слабой вирулентностью: жизнеспособность растений варьировала, соответственно, в пределах 0–47 % (100 %-ная гибель проростков на 28-е сутки) и 64–93 % (замедление развития корневой системы и стебля).

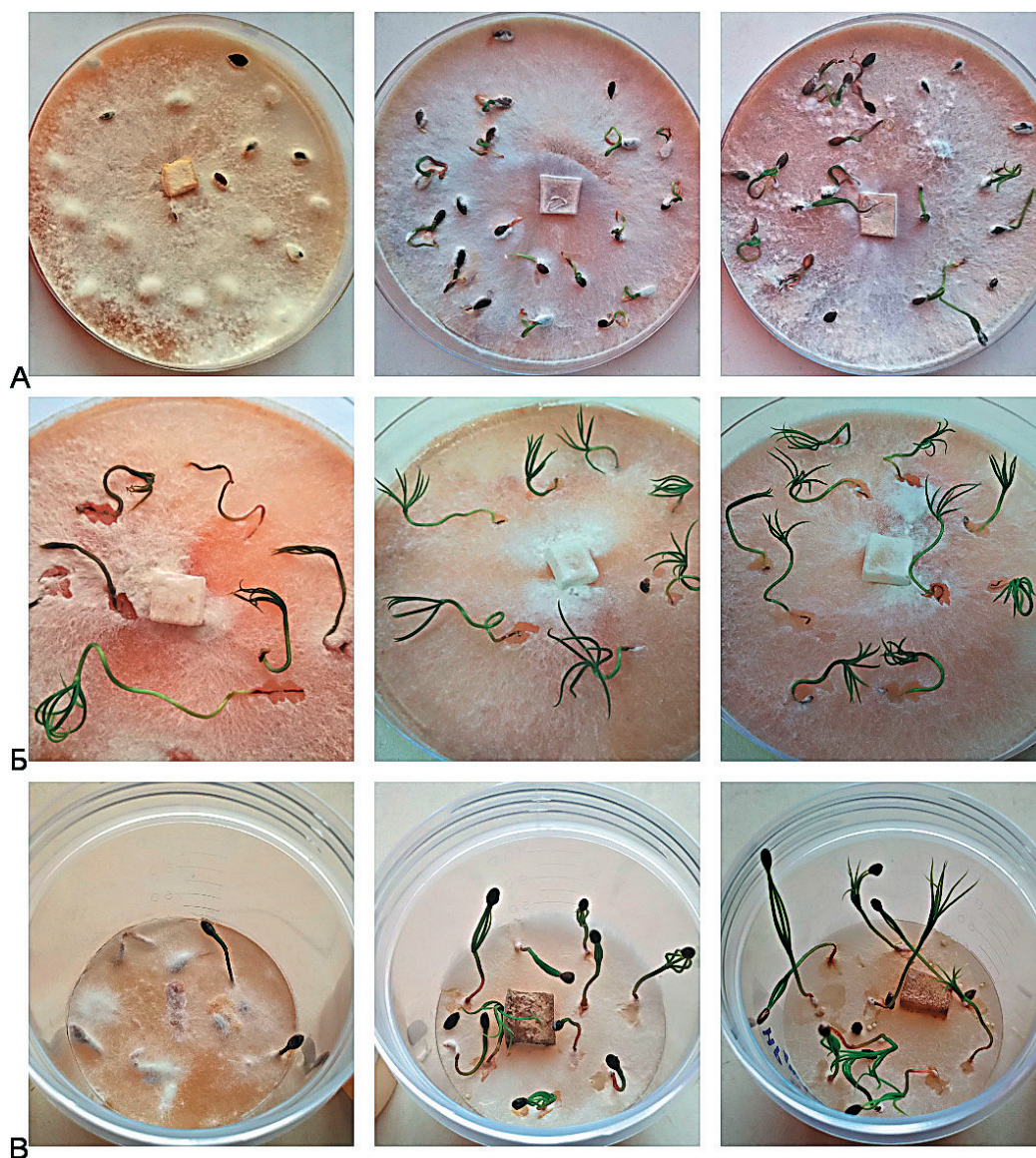


Рис. 3. Исследование фитопатогенности сибирских штаммов *Heterobasidion annosum* s.l. на семенах и проростках *Pinus sylvestris* и *Picea abies*

**ВИРУЛЕНТНОСТЬ *HETEROBASIDION ANNOSUM* S.L. НА ТВЕРДОЙ ПИТАТЕЛЬНОЙ СРЕДЕ  
НА СЕМЕНАХ И ПРОРОСТКАХ *PINUS SYLVESTRIS/PICEA ABIES***

Штамм	Продолжительность эксперимента, сут.									
	3		6		12		18		22	28
	Жизне- способ- ность, %	Длина главного корня, мм	Жизне- способ- ность, %	Длина главного корня, мм	Жизне- способ- ность, %	Длина надземной части, мм	Жизнеспо- собность, %	Длина надземной части, мм	Жизне- способ- ность, %	Жизне- способ- ность, %
На 45-1	40 / 12	3,0 / 1,1	24 / 0*****	3,8 / –	22***/ 0*****	7,5 / –	0****/ 0*****	– / –	0****/ 0*****	0****/ 0*****
На 45-2	47 / 12	3,2 / 0,9	12 / 0*****	3,9 / –	0**** / 0*****	– / –	0****/ 0*****	– / –	0****/ 0*****	0****/ 0*****
На-46	67 / 20	3,4 / 1,0	58 / 33	4,3 / 2,2	53**/47**	8,2 / 8,9	47****/ 53**	8,8 / 13,3	12****/ 33***	0****/ 00*****
На-1	43 / 33	2,4 / 1,2	59 / 33	3,9 / 2,9	72*/73*	13,3 / 9,5	77** / 80*	15,0 / 17,6	76** / 73*	65**/64**
На-2	60 / 40	3,9 / 1,5	71 / 40	8,3 / 3,1	78* / 47*	10,1 / 8,5	94* / 53*	21,3 / 16,3	88* / 67*	59**/79*
На-3	47 / 20	2,5 / 1,2	59 / 33	5,3 / 2,5	94* / 80*	13,3 / 10,5	100* / 100*	20,5 / 23,9	100**/90*	84**/90*
На-4	87 / 60	4,9 / 2,0	77 / 67	7,8 / 2,7	111 / 90	13,9 / 13,3	100* / 100*	18,9 / 22,4	100* / 93*	88* / 93*
На-6	67 / 40	4,3 / 1,0	71 / 40	5,9 / 3,3	78* / 53*	10,7 / 10,5	82* / 53**	25,8 / 17,3	82* / 47**	71* / 33**
На-7	73 / 20	4,1 / 1,0	77 / 33	8,8 / 2,7	89* / 87*	13,3 / 13,5	77** / 87*	18,8 / 23,8	77** / 93*	47*** / 71*
На-8	43 / 20	2,1 / 0,9	47 / 33	3,4 / 2,5	53** / 33*	8,8 / 7,5	47** / 33**	14,5 / 13,3	47****/ 67***	0****/ 0****
На-9	53 / 40	2,6 / 1,5	71 / 40	4,9 / 2,7	89* / 53*	11,6 / 10,8	82* / 80*	17,9 / 15,9	82* / 93*	77* / 86*
Контроль	100	5,2 / 4,9	100	13,0 / 10,7	100	22,5 / 23,1	100	34,9 / 44,5	100	100

П р и м е ч а н и е. \* – некроз у 10–20 % проростков; \*\* – некроз у 30–50 %; \*\*\* – некроз у 50–70 %; \*\*\*\* – некроз у 80–100 % проростков.

Выжившие растения были перемещены на чашки Петри с соответствующей свежей 10-суточной культурой гриба для дальнейшего наблюдения за их развитием (рис. 3, Б). Отмечена высокая устойчивость проростков *P. abies*: все растения «укоренились» на поверхности агаровой среды; в течение 14 суток жизнеспособность оставалась стабильной и составила 100 %; некроз формировался под влиянием 43 % штаммов, степень его проявления варьировала в диапазоне 14–40 %. Резистентность *P. sylvestris*, напротив, оказалась невысокой: на 6-е сутки после переноса растений на свежие культуры гриба зафиксировано образование многочисленных некротических зон (33–80 %); на 12-е сутки – массовая гибель растений (60–80 %).

Исследование фитопатогенности с погружением корневой системы проростков *P. sylvestris* в полужидкую среду, предварительно засеянную культурой гриба (рис. 3, В), подтвердило высокую вирулентность штаммов

На45-1 и На45-2. Жизнеспособность сеянцев на 6-е сутки составила 46 и 37 %, соответственно, на фоне замедления развития стебля по сравнению с контролем и массовых некротических поражений. На 12-е сутки вегетации отмечена 100 %-ная гибель растений (табл. 4). Остальные штаммы *H. annosum* s.l. оказались менее вирулентными: на 6–12-е сутки жизнеспособность растений изменялась от 44 до 100 % на фоне ингибирования надземной части растений в 1,5–2,2 раза по сравнению с контролем. Интенсивность развития некроза была в диапазоне 44–92 %. В ходе дальнейшей вегетации жизнеспособность *P. sylvestris* резко снизилась (0–54 %) вследствие некротического разрушения тканей у 98–100 % растений.

В целом исследование живых культур *H. annosum* s.l. *in vitro* показало, что все изученные сибирские штаммы проявляют фитопатогенные свойства в отношении проростков ели и сосны, однако вирулентность их

**ВИРУЛЕНТНОСТЬ *HETEROBASIDION ANNOSUM* S.L. НА ПОЛУЖИДКОЙ СРЕДЕ  
НА ПРОРОСТКАХ *PINUS SYLVESTRIS***

Штамм	Продолжительность проращивания, сут.								
	6		12		18			21	
	Жизне- способ- ность, %	Длина стебля, мм	Жизне- способ- ность, %	Некроз, %	Жизне- способ- ность, %	Длина стебля, мм	Некроз, %	Жизне- способ- ность, %	Некроз, %
На 45-1	45,6***	19,5	0,0	100,0	—	—	—	—	—
На 45-2	37,0***	14,7	0,0	100,0	—	—	—	—	—
На-46	77,8*	25,0	66,7	70,0	66,7	34,5	100,0	22,1	100,0
На-1	77,8	32,1	69,9	44,0	66,7	40,8	95,0	54,2	100,0
На-2	93,0	35,2	85,2	47,6	74,5	40,0	79,4	29,2	100,0
На-3	100,0	29,8	100,0	44,4	100,0	35,8	79,7	54,2	98,0
На-4	100,6	34,7	89,1	59,0	87,3	38,7	87,0	33,3	98,0
На-6	81,5*	24,2	51,9	92,2	66,7	29,5	93,6	12,5	100,0
На-7	85,2*	23,9	44,4	83,3	72,7	33,8	95,0	4,2	100,0
На-8	70,4*	29,3	59,3	72,9	66,7	30,8	100,0	0,0	—
На-9	74,1	32,6	66,7	77,8	68,8	37,5	91,0	8,3	100,0
Контроль	—	51,3	—	0,0	—	60,7	1,0	—	5,0

П р и м е ч а н и е. \* – некроз у 10–20 % проростков; \*\* – некроз у 30–50 %; \*\*\* – некроз у 50–70 %; \*\*\*\* – некроз у 80–100 % проростков.

существенно различается. Максимальной активностью характеризуются штаммы На45-1 и На45-2, характеризующиеся высокими ростовыми показателями на натуральной и синтетической питательных средах как в оптимальном температурном режиме, так и при пониженной температуре.

Биологически активные вещества корневой губки в отсутствии культуры также существенно замедляют ростовые процессы хвойных растений. При обработке семян *P. abies* культуральной жидкостью грибов, полученной на жидкой среде Норкранс, отмечено достоверное ингибирование их прорастания. Под действием метаболитов большинства штаммов (58 %) показатели энергии прорастания были ниже относительно контроля в 1,4–9 раз. В ходе дальнейшей вегетации (7–14 сут.) отмечено ограничение лабораторной всхожести в 1,3–3 раза по сравнению с контролем под действием биологически активных веществ 50 % исследуемых штаммов грибов.

Изучение морфометрических показателей на 14-е и 21-е сутки вегетации выявило существенное ингибирование развития корневой и надземной части растений под влиянием, соответственно, 58 и 50 % штаммов. Под влиянием большинства культур, начиная с 14-х суток вегетации, отмечено наличие некротических зон различной степени интенсивности, в 17 % случаев некротические поражения носили массовый характер – симптомы гниения корневой части отмечены более чем у 50 % проростков. Тотальное развитие некроза привело к закономерному снижению массы сухого проростка под действием большинства исследуемых культур корневой губки. В контроле средний вес одного абсолютно сухого сеянца составил 1,8–1,9 мг; в опытных вариантах 0,7–1,7 мг. В 50 % случаев масса сухого проростка была в пределах 0,7–1,3 мг, что в 1,4–2,6 раза меньше, чем в контрольном варианте.

Таким образом, метаболиты изученных культур *H. annosum* s.l. ингибируют *in vitro* энергию прорастания, лабораторную всхожесть



семян и развитие проростков. По совокупности изученных признаков максимальной фитотоксической активностью, как и в предыдущих исследованиях, характеризуются штаммы На45-1 и На45-2: энергия прорастания семян ниже контрольного показателя, соответственно, в 2,4 и 3 раза; лабораторная всхожесть – в среднем в 1,4 раза. На 21-е сутки вегетации отмечено уменьшение относительно контроля следующих показателей: длина главного корня – соответственно, в 3,4 и 3,8 раза; длина надземной части – в 1,4 и 1,6 раза; масса абсолютно сухого проростка – в 2,1 и 2,6 раза.

### Заключение

В лабораторных условиях поддержание коллекции чистых культур корневой губки возможно как на натуральных, так и синтетических средах исходя из целей исследования. При +22 °С радиальная скорость роста *H. annosum* s.l. на натуральной среде составляет 2,4–5,2 мм/сут.; ростовой коэффициент 44–168; доля быстрорастущих культур – 58 %. Изменение состава ростового субстрата не оказывает существенного влияния на морфологию колоний и ростовые параметры. На синтетической среде Норкранс скорость роста составила 2,4–5,8 мм/сут.; ростовой коэффициент 17–190; доля быстрорастущих штаммов – 42 %. Снижение температуры до +10 °С замедляет ростовые процессы, существенно увеличивая долю медленно растущих штаммов, особенно на натуральной среде. Выявлены культуры (17 %), характеризующиеся высокими ростовыми параметрами на натуральной и синтетической средах при оптимальной и пониженной температуре, что, вероятно, обуславливает их высокую фитопатогенность.

Сибирские штаммы *H. annosum* s.l. характеризуются схожими микроморфологическими особенностями: наличие генеративных септированных гиф шириной до 4,5 мкм, ветвящихся под прямым или острым углами; наличие скелетных окрашенных гиф без перегородок шириной до 3,5 мкм; формирование мицелиальных утолщений цилиндрической формы при старении культуры; образование анастомозов и, в очень редких случаях, пряжек; наличие конидиофоров различной длины с конидиогенной апикальной зубчатой везикулой, несущей конидии.

Выявлены внутривидовая гетерогенность изолятов корневой губки по фитопатогенным свойствам в отношении семян и проростков *P. sylvestris* и *P. abies*, а также различная резистентность тест-растений к действию живых культур *in vitro*. Применение различных методов исследования позволило выявить три группы штаммов: высоко- (17 %), средне- (37 %) и умеренно-патогенные (46 %). Группа штаммов с максимальной вирулентностью и фитотоксичностью метаболитов характеризуется высокими ростовыми параметрами на различных ростовых субстратах в температурном диапазоне +10 ... +22 °С.

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н. Н. В. Пашеновой и к.б.н. И. Е. Сафроновой за участие в работе по изолированию штаммов *H. annosum* s.l. в чистую культуру из плодовых тел корневой губки.

### ЛИТЕРАТУРА

- Бухало А. С. Высшие съедобные базидиомицеты в поверхностной и глубинной культуре. Киев: Наукова думка, 1983. 144 с.
- Василюскас А. П. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Мокслас, 1989. 175 с.
- МГЭИК, 2014: Изменение климата, 2014 г.: Обобщающий доклад / Ред. Р. К. Пачаури, Л. А. Мейер. Женева, Швейцария. 2014. 163 с.
- Методы экспериментальной микологии / Ред. В. И. Билай. Киев: Наукова думка, 1982. 550 с.
- Павлов И. Н., Корхонен К., Губарев П. В. и др. Закономерности образования очагов *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. s. str. в географических культурах сосны обыкновенной (Минусинская котловина) // Хвойные бореальной зоны. 2008. Т. 25, № 1–2. С. 28–36.
- Соколова Г. Д. Клональная изменчивость токсигенности и вегетативная совместимость *Fusarium graminearum* // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 2. С. 63–66.
- Стороженко В. Г., Иголкина Т. В. Гнилевые болезни еловых культур // Лесное хозяйство. 1991. № 3. С. 47–50.
- Федоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1984. 160 с.
- Korhonen K. Fungi belonging to the Genera *Heterobasidion* and *Armilaria* in Eurasia // Грибные сообщества лесных экосистем: Материалы координационных исследований / Ред. В. Г. Стороженко, В. И. Крутова. Москва – Петрозаводск, 2004. Т. 2. С. 89–113.
- Olson A., Lind M., Stenlid J. *In vitro* test of virulence in the progeny of a *Heterobasidion* interspecific cross // For. Path. 3. 2005. P. 321–331.



## МОНИТОРИНГ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В ЕЛЬНИКЕ ПРИРУЧЬЕВОМ (ПОДЗОНА ЮЖНОЙ ТАЙГИ ПЕРМСКОГО КРАЯ)

Л. Г. Переведенцева, А. С. Шишигин

*Пермский государственный национальный исследовательский университет, perevperm@mail.ru*

Еловые леса в Пермском крае являются климаксными сообществами, в которых агарикоидные базидиомицеты – часть гетеротрофного блока. Именно климаксные состояния являются конечной стадией сукцессий, характеризующихся устойчивым состоянием биогеоценоза. Существует много работ по изучению видового состава агарикоидных базидиомицетов в еловых лесах (Нездоймино, 1967; Степанова, 1975; Фомина, 2001; Булах, 2013; Крутов и др., 2013 и др.). Значительное видовое разнообразие грибов в еловых лесах отмечалось Е. М. Булах (2013), О. О. Предтеченской, А. В. Руоколайнен (2015). Многолетние исследования позволяют проследить за динамикой взаимоотношений организмов между собой и со средой их обитания. Поэтому данные исследования крайне необходимы для понимания развития и функционирования экосистем. Сведения о поведении агарикоидных базидиомицетов в этих явлениях немногочисленны (Pegini и др., 1996; Берлина и др., 2009; Чесноков, Сышев, 2012; De la Varga и др., 2013; Avis et al., 2017 и др.). В Пермском крае подобные исследования ведутся стационарным методом в окрестностях ООПТ «Верхняя Кважва» (Добрянский район Пермского края) с 1975 г. по настоящее время.

Материалом для данного сообщения послужили результаты исследований, проведенных в ельнике приручевом с 1975 по 2012 г.

### Материалы и методы исследований

В Пермском крае (Добрянский район, окр. ООПТ «Верхняя Кважва») с 1975 г. и по настоящее время стационарным методом проводится мониторинг агарикоидных базидиомицетов. В 1975 г. в ельнике приручевом была заложена пробная площадь Л. Г. Переведенцевой (1980,

1999) размером 50 × 20 м. Сбор грибов проводился в августе – сентябре. Учет видового разнообразия, количества и биомассы плодовых тел грибов осуществлялся один раз в декаду. Первая серия наблюдений была проведена в 1975–1977 гг., вторая – в 1994–1996 гг., третья – в 2010–2012 гг.

Степень сходства или различия по видовому составу грибов и высших растений вычислялась при помощи индексов общности, по формуле Жаккара (Грейг-Смит, 1967):

$$J = \frac{c \times 100}{a + b - c},$$

где  $J$  – индекс общности,  $c$  – число общих видов в двух сравниваемых биоценозах;  $a$ ,  $b$  – число видов грибов в каждом из ценозов. Индекс Жаккара равен единице (или 100 %) в случае полного сходства сравниваемых ценозов.

Доминирующие виды грибов устанавливались по числу базидиом (шт./га) и по их воздушно-сухой биомассе (г/га). Для выявления доминирующих видов грибов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования Бохуша и Бабоша (Bochus, Babos, 1960).

$$D = a / b \times 100,$$

где  $D$  – индекс доминирования,  $a$  – число базидиом (или биомасса) грибов данного вида,  $b$  – число базидиом (или биомасса), собранных на всей учетной площади. К доминантам отнесены лишь те виды грибов, которые имеют индекс доминирования, равный или более 5, что составляет 5 % или более от общего числа плодовых тел или их биомассы.

Родовой коэффициент Жаккара вычислялся как отношение числа родов к числу видов (Грейг-Смит, 1967):

$$K = \frac{a \times 100}{b},$$

где  $K$  – родовой коэффициент,  $a$  – число родов,  $b$  – число видов.

Статистическая обработка проводилась при помощи программы StatSoft Statistica 10. Корреляционный анализ осуществлялся с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ ), так как этот коэффициент не требует проверки распределения на нормальность. Значение коэффициента корреляции  $r_s$  от 0,3 до 0,7 при  $p < 0,05$  означает среднюю положительную и статистически значимую корреляцию между признаками;  $r_s \geq 0,70$  при  $p < 0,05$  – сильную положительную; отрицательное значение  $r_s$  соответствует обратной корреляции (Трухачёва, 2013).

Состав эколого-трофических групп и их соотношение в изучаемых ценозах определялся по шкале эколого-трофических групп грибов, предложенной А. Е. Коваленко (1980). Изучение

микропризнаков и идентификация грибов осуществлялись на кафедре ботаники и генетики растений ПГНИУ. В работе использовались микроскопы ZEISS Axio Imager A2 и Olympus BX51.

Список видов агарикоидных грибов составлен по системе, принятой М. Мозером (Mozer, 1983) с некоторыми дополнениями, так как первые списки видов грибов, выявленных в 1975 г., были составлены в соответствии с этой системой. В скобках указаны синонимы грибов, соответствующие современной классификации (Mycobank – [www.mycobank.org](http://www.mycobank.org)).

**Природные условия района исследований.** Исследуемая территория (Пермский край, окр. ООПТ «Верхняя Кважда»), согласно ботанико-географическому районированию, относится к южнотаежным пихтово-еловым лесам с наличием липы в древесном ярусе (Овеснов, 1997)

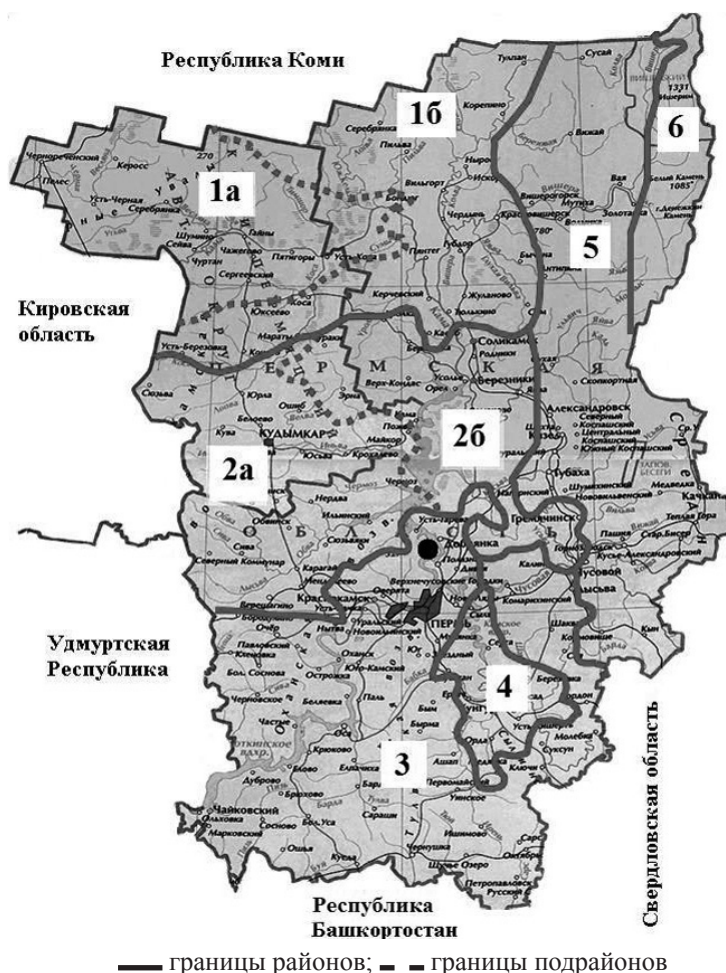


Рис. 1. Ботанико-географические районы Пермской области (по: Овеснов, 1997):

1 – среднетаежные пихтово-еловые леса: а – с преобладанием североευропейских сосновых и еловых лесов, б – с преобладанием камско-печерско-западноуральских пихтово-еловых лесов; 2 – южнотаежные пихтово-еловые леса: а – с преобладанием сельскохозяйственных земель, б – с преобладанием осиновых и березовых лесов на месте южнотаежных темнохвойных лесов; 3 – широколиственно-елово-пихтовые леса; 4 – островная Кунгурская лесостепь; 5 – средне- и южнотаежные предгорные пихтово-еловые и елово-пихтовые леса; 6 – северо- и среднетаежные кедрово-еловые горные леса. Исследуемая территория отмечена точкой

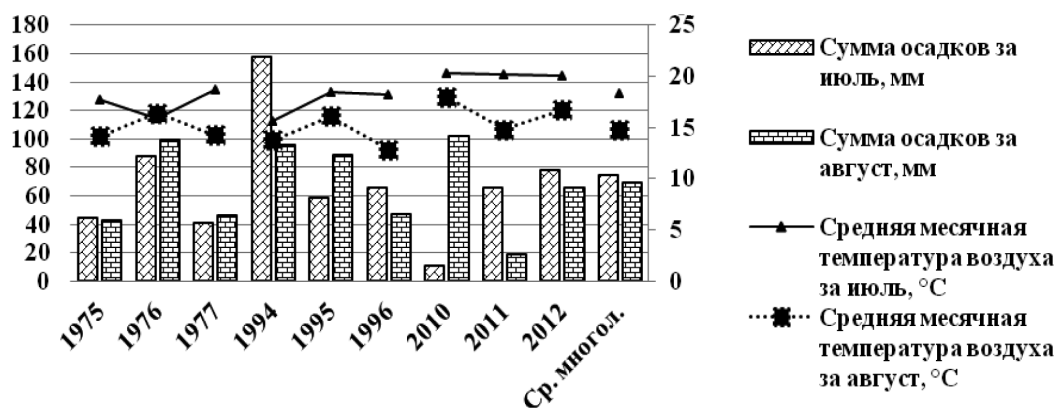


Рис. 2. Количество осадков и среднеемесячная температура воздуха в сравнении со средними многолетними данными (по Добрянской метеостанции)

(рис. 1). Территория района исследований состоит преимущественно из осадочных пород палеозойской группы, которые покрывают породы кайнозойской группы континентального происхождения, в частности озерно-аллювиальные отложения (пески, глины и супеси) (Максимович, 1958).

Климат района исследований умеренно-континентальный, включает ряд особенностей в распределении температуры воздуха, атмосферных осадков, что обусловлено влиянием Уральских гор. В основном на климат влияет движение теплых и влажных воздушных масс, приходящих с Атлантики, а также холодных арктических масс (Шкляев, Балков, 1963). По данным Добрянской метеостанции, среднегодовая температура в г. Добрянке  $+1,5^{\circ}\text{C}$ . Самым холодным месяцем является январь, со средней температурой воздуха  $-16,4^{\circ}\text{C}$ , а самым теплым — июль, со средней температурой воздуха  $+17,9^{\circ}\text{C}$ .

За время наблюдений (1975–1977, 1994–1996 и 2010–2012 гг.), по данным Добрянской метеостанции, погодные условия отличались от средних многолетних данных (рис. 2).

Наибольшая средняя температура воздуха в августе была отмечена для 2010 г., а наименьшая — в 1996 г. Наибольшая средняя температура в июле была зафиксирована в 2012 г., наименьшая — в 1994 г. Наименьшее количество июльских осадков было отмечено в 1975, 2010 и 2011 гг., наибольшее в 1994 г. За август наименьшее количество осадков наблюдалось в 2011 г., а наибольшее было зафиксировано в 1994 г. Таким образом, самыми неблагоприятными годами для развития грибов следует считать 1975 и 2011 гг. как наиболее засушливые и 1994 г., который отличался повышенной влажностью и пониженными температурами воздуха.

### Эколого-ценотическая характеристика ельника приручьевого.

Геоботаническое описание было выполнено по методике В. Н. Сукачёва и Е. В. Зонна (1961), так как предыдущие описания и классификация пробных площадей проводились согласно этой методике (Переведенцева, 1980, 1999). Исследуемый биогеоценоз расположен в долине лесной речки Кважва, это коренное сообщество, возраст которого составляет 120–135 лет (рис. 3).

Состав леса 9Е1П+Б. Сомкнутость крон 0,5. Подрост образован *Picea obovata* Ledeb и *Abies sibirica* Ledeb. Кустарниковый ярус состоит из таких видов, как *Ribes nigrum* L., *Ribes spicatum* Robson, *Lonicera xylosteum* L., *Sorbus aucuparia* L. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 80–90 %, преобладают *Oxalis acetosella* L., *Dryopteris carthusiana* Vill., *Stellaria nemorum* L. Моховой покров представлен зелеными мхами, растущими около стволов и на стволах деревьев, редко встречаются на почве. В лесу много валежника. Почва пойменная, аллювиально-слоистая, легкосуглинистая.

В течение трех периодов наблюдений в ельнике приручьевом видовой состав высших сосудистых растений изменялся незначительно. Так, в I и II периоды наблюдений было обнаружено по 64 вида высших растений (Переведенцева, 1999). К III периоду исследований их численность сократилась до 61 вида. Для I и II периодов наблюдений было выявлено 60 общих видов, поэтому индекс общности видового состава высших растений по Жаккару ( $J \times 100$ ) был равен 91. Для I и III, а также для II и III периодов исследований индексы общности были равны 70. Состав древостоя I периода (5ЕЗП2Б) отличался от древостоя II периода (9Е1П+Б) исследований (Переведенцева, 1999). В III период





Рис. 3. Ельник приручевой

наблюдений состав леса был одинаков со II периодом наблюдений (9Е1П+Б), но видовой состав древесных растений не изменялся.

Видовой состав растений травяно-кустарничкового яруса к III периоду значительно не изменялся. Появились новые виды, такие, как *Cirsium oleraceum* L. Scop., *Stellaria media* L., *Ranunculus cassubicus* L., *Lathyrus vernus* L. Bernh., *Elymus caninus* L., *Equisetum fluviatile* L.

Таким образом, к III периоду исследований существенных изменений в видовом составе высших сосудистых растений не произошло. Поэтому индексы общности (по Жаккару) видового разнообразия высших растений ( $J \times 100$ ) были довольно высокие ( $J_{\min} = 70$ ;  $J_{\max} = 91$ ), что свойственно климаксовым растительным сообществам.

### Результаты и обсуждение

**Анализ таксономической структуры.** За все время исследования обнаружено 285 видов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 70 родам, 16 семействам и 4 порядкам (табл. 1).

В течение трех периодов отмечается изменение видового состава агарикоидных грибов. Так, в I период наблюдений было выявлено 179 видов (63 % от числа видов за все время наблюдений), во II – 164 вида (58 %), а в III период – 197 видов (69 %). Изменение видового состава агарикоидных базидиомицетов в течение трех периодов может быть связано с периодичностью образования плодовых тел грибов, вследствие чего обнаруживается только часть микобиоты.

Наиболее многочисленными по числу видов являются семейства: *Tricholomataceae* (93 вида, или 33 % от общего числа видов), *Cortinariaceae* (65 видов, или 23 %), *Russulaceae* (38 видов, или 13 %), что характерно для бореальной зоны (рис. 4). Указанные семейства содержат 196 видов грибов, или 68,7 % от числа всех выявленных грибов в ельнике приручевом.

Самыми крупными родами в ельнике приручевом являются: *Mycena* (36 видов), *Cortinarius* (33), *Russula* (25), *Lactarius* (13), что характерно для подзоны южной тайги (Морозова, 2001; Кириллова, 2007). Примерно такое же преобладание данных родов отмечено и в горнолесном поясе приполярного Урала (Паламарчук, 2015).

Соотношение ведущих семейств агарикоидных базидиомицетов ельника приручьевого в разные периоды изменялось незначительно (рис. 5). Наиболее разнообразными в видовом отношении во все периоды наблюдений оказались сем. *Tricholomataceae*, *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, что характерно для северных широт (Морозова, 2001; Кириллова, 2007).

Так, в I период к сем. *Tricholomataceae* относилось 56 видов грибов (31 % от числа видов, обнаруженных за период), во II период – 58 видов (35 %), а в III период – 71 вид (36 %). Следовательно, в процентном отношении число видов сем. *Tricholomataceae* в течение трех периодов оставалось практически неизменным, хотя видовой состав увеличился к III периоду исследований.

## ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ АГАРИКОИДНЫХ ГРИБОВ В ЕЛЬНИКЕ ПРИРУЧЬЕВОМ

Род	I–III периоды	1975–1977 гг.	1994–1996 гг.	2010–2012 гг.
<b>Порядок Agaricales</b>				
<b>Семейство Agaricaceae</b>				
<i>Agaricus</i>	4	4	3	1
<i>Cystoderma</i>	6	4	5	5
<i>Cystolepiota</i>	1	–	1	–
<i>Lepiota</i>	5	3	4	3
<b>Семейство Amanitaceae</b>				
<i>Amanita</i>	9	8	4	6
<i>Limacella</i>	1	1	–	–
<b>Семейство Bolbitiaceae</b>				
<i>Agrocybe</i>	1	1	–	–
<i>Conocybe</i>	3	1	2	2
<i>Pholiotina</i>	2	1	–	2
<b>Семейство Coprinaceae</b>				
<i>Coprinus</i>	1	–	1	–
<i>Panaeolus</i>	1	–	1	–
<i>Psathyrella</i>	4	1	3	–
<b>Семейство Cortinariaceae</b>				
<i>Cortinarius</i>	33	19	12	24
<i>Galerina</i>	11	7	7	10
<i>Gymnopilus</i>	1	1	–	–
<i>Hebeloma</i>	6	2	4	3
<i>Inocybe</i>	12	5	3	10
<i>Phaeogalera</i>	1	–	–	1
<i>Rhizites</i>	1	1	–	1
<b>Семейство Crepidotaceae</b>				
<i>Crepidotus</i>	2	–	2	1
<i>Simocybe</i>	1	–	1	–
<b>Семейство Entolomataceae</b>				
<i>Clitopilus</i>	1	–	–	1
<i>Entoloma</i>	7	5	6	5
<i>Rodocybe</i>	1	–	–	1
<b>Семейство Hygrophoraceae</b>				
<i>Hygrophoropsis</i>	1	1	1	–
<i>Hygrophorus</i>	2	1	2	1
<b>Семейство Pluteaceae</b>				
<i>Pluteus</i>	8	4	5	4
<b>Семейство Tricholomataceae</b>				
<i>Armillaria</i>	1	1	1	1
<i>Asterophora</i>	1	1	–	–
<i>Baeospora</i>	1	1	1	–
<i>Cantharellula</i>	1	1	–	–
<i>Clitocybe</i>	10	9	6	7
<i>Collybia</i>	10	8	9	8
<i>Flammulina</i>	1	1	–	–

Род	I–III периоды	1975–1977 гг.	1994–1996 гг.	2010–2012 гг.
<i>Gerronema</i>	1	1	–	1
<i>Hemimycena</i>	2	–	2	–
<i>Laccaria</i>	3	1	2	3
<i>Lepista</i>	3	–	–	3
<i>Marasmius</i>	6	4	4	6
<i>Melanoleuca</i>	1	1	1	–
<i>Micromphale</i>	1	1	1	1
<i>Mycena</i>	36	15	23	33
<i>Omphalina</i>	1	1	–	–
<i>Oudemansiella</i>	1	1	–	–
<i>Panellus</i>	1	1	–	–
<i>Rickenella</i>	2	1	2	2
<i>Ripartites</i>	1	1	1	1
<i>Strobilurus</i>	1	1	–	1
<i>Tephrocybe</i>	1	–	1	–
<i>Tricholoma</i>	3	2	2	2
<i>Tricholomopsis</i>	2	2	–	–
<i>Xeromphalina</i>	2	1	2	2
<b>Семейство Strophariaceae</b>				
<i>Hypholoma</i>	3	2	2	2
<i>Kuehneromyces</i>	2	2	1	–
<i>Pholiota</i>	3	1	2	1
<i>Psilocybe</i>	1	1	–	1
<i>Stropharia</i>	5	4	1	3
<i>Tubaria</i>	1	1	1	–
<b>Порядок Boletales</b>				
<b>Семейство Boletaceae</b>				
<i>Boletus</i>	1	1	–	1
<i>Chalciporus</i>	1	1	–	1
<i>Leccinum</i>	3	2	–	2
<i>Suillus</i>	2	2	–	–
<i>Tylopilus</i>	1	1	1	1
<i>Xerocomus</i>	1	1	1	1
<b>Семейство Gomphidiaceae</b>				
<i>Chroogomphus</i>	1	1	–	–
<b>Семейство Paxillaceae</b>				
<i>Paxillus</i>	1	1	1	1
<b>Порядок Polyporales</b>				
<b>Семейство Polyporaceae</b>				
<i>Pleurotus</i>	1	1	1	1
<i>Polyporus</i>	1	1	–	1
<b>Порядок Russulales</b>				
<b>Семейство Russulaceae</b>				
<i>Lactarius</i>	13	10	9	10
<i>Russula</i>	25	20	19	19

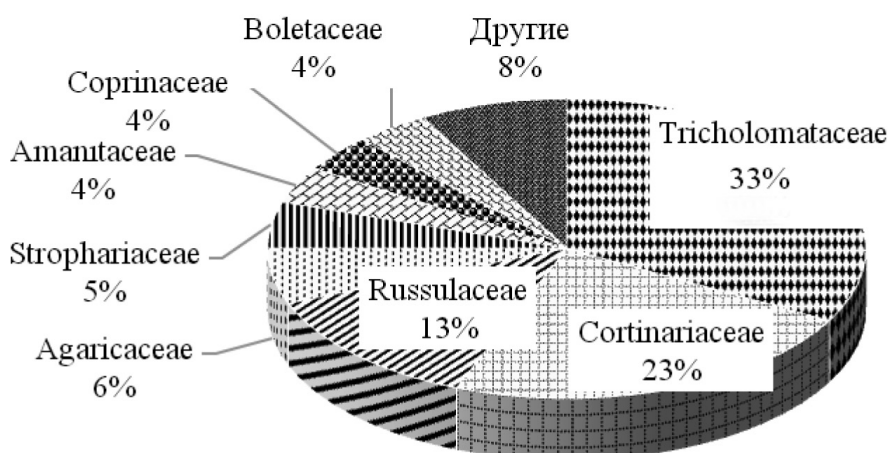


Рис. 4. Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов ельника приручьего (в % от общего числа видов)

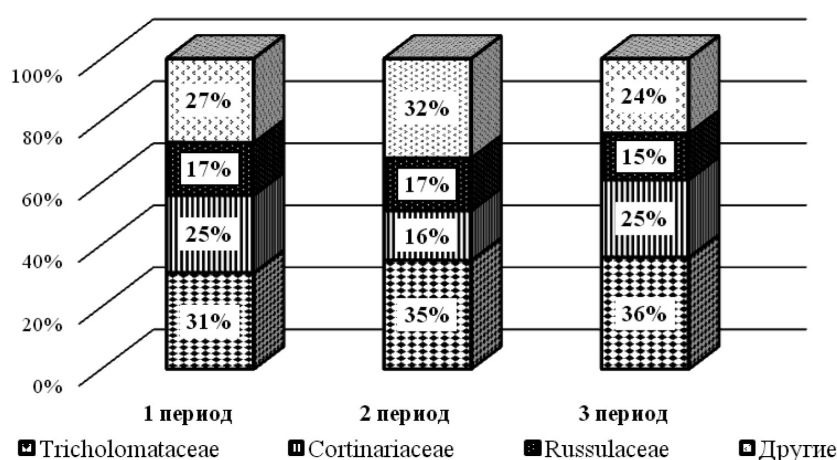


Рис. 5. Соотношение преобладающих семейств по периодам наблюдений (%)

Преобладание грибов из сем. *Tricholomataceae* характерно для всех ботанико-географических районов Пермского края (Переведенцева, 1999). К сем. *Cortinariaceae* в I период принадлежало 35 видов грибов (31 %), во II – 26 видов (16 %), в III период – 49 видов (25 %). Ко II периоду происходит уменьшение видового состава сем. *Cortinariaceae*, а к III – вновь возрастает. Состав грибов из сем. *Russulaceae* и по числу видов, и в процентном отношении по периодам практически оставался неизменным.

Вычислив индекс общности по видовому разнообразию грибов в разные периоды ( $J_{I-II} = 50$ ,  $J_{II-III} = 46$ ,  $J_{I-III} = 42$ ), мы установили, насколько интенсивно произошло изменение биоты агариковых грибов. Данные значения индексов общности свидетельствуют о смене видового состава грибов в течение трех периодов. Изменение видового состава агарикоидных базидиомицетов в ельнике приручьего может зависеть от различных факторов. В биогеоценозах с оптимальными

экологическими условиями определяющим фактором является трофическая база, позволяющая появляться какому-то определенному числу видов грибов. Однако у других видов грибов не образуются базидиомы, но мицелий остается в жизнеспособном состоянии, образуя плодовые тела в последующие годы (Переведенцева, 1999).

В III период в ельнике приручьего наблюдается появление 57 видов агариковых грибов, которые не были обнаружены в предыдущие периоды исследований, в течение почти 40 лет. Новыми оказались такие виды, как *Collybia fuscopurpurea* (Pers.) P. Kumm., *Cortinarius rigidus* (Scop.) Fr., *Mycena psammicola* (Berk. & Broome) Sacc. и другие. Вероятно, это связано с тем, что за 40 лет лесная речка Кважва меняла русло, это повлекло изменение микроклимата и, как результат, способствовало появлению новых видов грибов. Также в III период обнаружены 5 видов грибов, ранее не встречавшихся на территории Пермского края: *Mycena aurantiomarginata*



(Fr.) Quel., *Conocybe dumetorum* (Velen.) Svrček, *Cortinarius torvus* (Fr.: Fr.) Fr., *C. atropusillus* (Fr.: Fr.) Fr., *Phaeogalera medullosa* (Bres.) M.M. Mosser. К редким видам грибов относились 3 вида – *Hebeloma sacchariolens* Quél., *Rhodocybe nitellina* (Fr.) Singer (= *Clitopilus nitellinus* (Fr.) Noordel. & Co-David), *Collybia acervata* (Fr.) P. Kumm. (= *Gymnopus acervatus* (Fr.) Murrill.).

Т а б л и ц а 2

**РОДОВЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ СЕМЕЙСТВ  
АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ  
ЕЛЬНИКА ПРИРУЧЬЕВОГО ПО ПЕРИОДАМ  
ИССЛЕДОВАНИЙ, %**

Семейство	I период	II период	III период	I–III периоды
<i>Agaricaceae</i>	27	31	33	25
<i>Amanitaceae</i>	22	25	17	20
<i>Bolbitiaceae</i>	100	50	50	50
<i>Boletaceae</i>	75	100	83	67
<i>Coprinaceae</i>	100	60	–	50
<i>Cortinariaceae</i>	17	15	12	11
<i>Crepidotaceae</i>	–	67	100	67
<i>Entolomataceae</i>	20	16	43	33
<i>Gomphidiaceae</i>	100	–	–	100
<i>Hygrophoraceae</i>	100	67	100	67
<i>Paxillaceae</i>	100	100	100	100
<i>Pluteaceae</i>	25	20	25	13
<i>Polyporaceae</i>	100	100	100	100
<i>Russulaceae</i>	7	7	7	5
<i>Strophariaceae</i>	55	71	57	40
<i>Tricholomataceae</i>	39	26	20	27
Среднее	59,1	51,6	53,3	48,4

Показателем экологических условий существования грибов служат значения родовых коэффициентов, показывающих процентное отношение числа родов к числу видов. Высокие значения родовых коэффициентов свидетельствуют об однообразии условий существования в исследуемом биоценозе. Родовые коэффициенты семейств грибов имеют как высокие, так и низкие значения (табл. 2). Наиболее низкие родовые коэффициенты по всем периодам имеют сем. *Russulaceae* (от 5 до 7) и *Cortinariaceae* (от 11 до 17). Видимо, для грибов из этих семейств наблюдаются наиболее разнообразные экологические условия окружающей среды.

В целом к III периоду исследований родовые коэффициенты снижаются для некоторых семейств, что может свидетельствовать о благоприятных условиях окружающей среды (температура, влажность и др.) для этих семейств. Для сем. *Russulaceae* благоприятными являются все периоды исследований, а для сем. *Amanitaceae*, *Cortinariaceae*, *Tricholomataceae* – III период наблюдений.

**Характеристика эколого-трофических групп агариковых грибов ельника приручьевого.** Все обнаруженные виды относятся к 9 эколого-трофическим группам грибов: микоризообразователи, ксилотрофы, подстилочные и гумусовые сапротрофы, бриотрофы, микотрофы, герботрофы, карботрофы, копротрофы (рис. 6).

Наиболее многочисленной группой являются микоризообразователи, что характерно для лесных ценозов (Переведенцева, 1999; Морозова, 2001). Их выявлено 122 вида, что составляет 43 % от общего числа видов. Примерно такое же

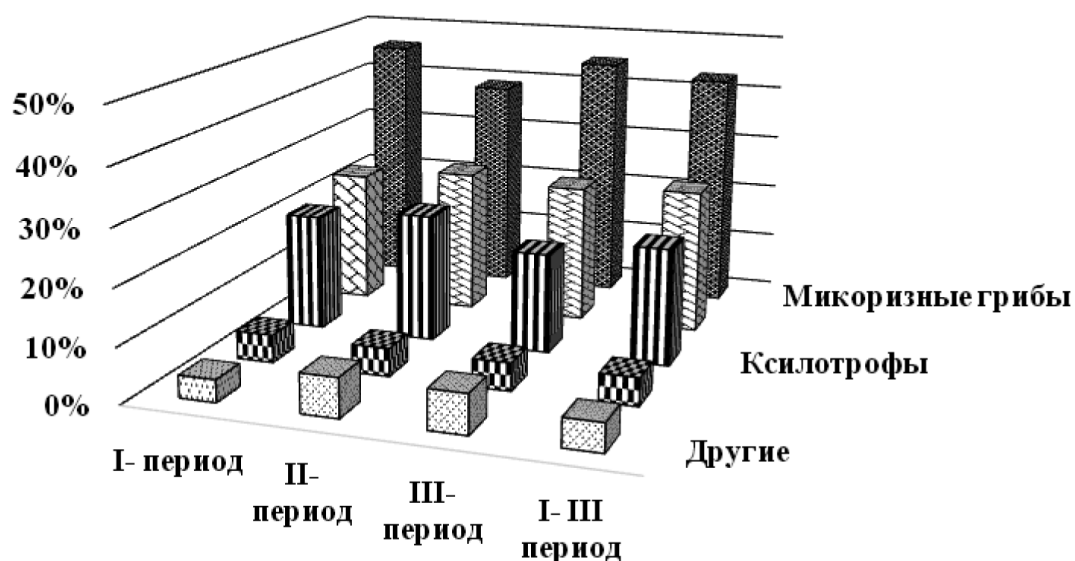


Рис. 6. Соотношение количества видов экологических групп грибов (в % от общего количества)

разнообразие микоризных грибов наблюдается в Республике Карелия (Предтеченская, Руоколайнен, 2015). Микоризные грибы наиболее многочисленны в сем. *Russulaceae*, *Cortinariaceae*, *Tricholomataceae*, *Boletaceae*. Их много в родах *Russula*, *Cortinarius* и *Lactarius*. В I период исследований было отмечено 83 вида грибов (46 % от общего числа видов, отмеченных за период), во II период зафиксировано 64 вида (39 %), в III период – 89 (45 %). То есть микоризные грибы, независимо от меняющихся условий, составляли более трети всего видового состава грибов в ельнике приручьевом. Видовой состав микоризных грибов претерпевал незначительную трансформацию ( $J_{I-II} = 51$ ,  $J_{II-III} = 46$ ,  $J_{I-III} = 46$ ).

Следующей многочисленной группой оказались подстилочные сапротрофы. Они включали 73 вида, что составляет 26 % от общего числа обнаруженных видов. Представителей этой группы грибов много в родах: *Clitocybe*, *Collybia*, *Mycena* и *Marasmius*. В I период исследований нами было найдено 43 вида подстилочных сапротрофов, что составляло 24 % от общего количества обнаруженных в период видов. Во II период было отмечено 43 вида (26 %), в III период – 52 вида (27 %). Следовательно, хотя видовой состав подстилочных сапротрофов к III периоду увеличился, в процентном отношении число их практически оставалось неизменным.

Видовой состав подстилочных сапротрофов, так же, как и микоризных грибов, в течение трех периодов подвергался небольшой трансформации ( $J_{I-II} = 58$ ,  $J_{II-III} = 44$ ,  $J_{I-III} = 42$ ). Наибольшую роль в развитии базидиом данной группы имеет подстилка.

Ксилотрофов выявлено 59 видов, или 21 % от общего числа видов. Наибольшее число ксилотрофов было в родах: *Galerina*, *Pluteus*, *Mycena*. В I и II периоды исследования было обнаружено по 37 видов ксилотрофов, что составляло 21 и 23 %, соответственно, а в III период было отмечено 35 видов (18 %). Видовой состав ксилотрофов также подвергался незначительному преобразованию ( $J_{I-II} = 41$ ,  $J_{II-III} = 45$ ,  $J_{I-III} = 50$ ).

Гумусовых сапротрофов было отмечено 14 видов. Они встречались в родах: *Pholiotina*, *Conocybe*, *Entoloma* и др. Все обнаруженные гумусовые сапротрофы составляют примерно 5 % от общего числа видов. Во все исследуемые периоды было отмечено всего по 5 видов грибов в каждом периоде. Столь низкое видовое разнообразие говорит о том, что гумусовый слой почвы плохо развит.

Бриотрофы немногочисленны, так как моховой покров слабо развит. К ним относилось 9 видов (3 % от общего числа видов). Они встречались в родах: *Galerina*, *Mycena*, *Hypholoma*, и *Rickenella*. В I период обнаружено 3 вида (2 %), во II – 5 видов (3 %), в III – 8 видов (4 %).

Доля других эколого-трофических групп невелика. К копротрофам и микотрофам относилось по 3 вида грибов. Карботрофы встречались очень редко, к ним относился один вид – *Pholiotina aberrans* (Kühn.) Singer, который был обнаружен в III период исследований. К герботрофам относилась *Mycena pterigena* (Fr.) P. Kumm. (II и III периоды исследований), обнаруженная на отмирающих вайях папоротников.

**Доминирующие виды грибов** мы определяли по числу и по биомассе базидиом. Образование плодовых тел грибов связано с различными факторами: температурой, влажностью воздуха и почвы, наличием субстрата, метеорологическими условиями, наличием достаточного количества питательных веществ в мицелии и т. д. Количество и биомасса базидиом свидетельствуют об активности мицелия и оптимальности условий окружающей среды (Переведенцева, 1999).

За время исследований нами обнаружено 27 видов грибов, доминирующих либо по биомассе, либо по числу базидиом. В I период наблюдений доминировало 19 видов грибов, во II – 12, в III – 11 видов (табл. 3).

Количество доминантов как по биомассе, так и по числу базидиом варьировало от 6 до 11 видов. Наибольшее количество доминантов по числу плодовых тел и по биомассе отмечено в I период. Наименьшее количество доминантов по биомассе и числу базидиом обнаружено в III период исследований. В I период большая часть доминирующих видов имеет крупные плодовые тела. Ко II и III периоду наблюдений произошли существенные изменения в составе доминирующих видов грибов, численность видов с крупными плодовыми телами сократилась. В течение всех трех периодов исследования одновременно доминирующими видами грибов по числу базидиом являлись: *Marasmius androsaceus* (L.) Fr. (= *Gymnopus androsaceus* (L.) J.L. Mata & R.H. Petersen), *M. rotula* (Scop.) Fr., *Micromphale perforans* (Hoffm.) Gray (= *Gymnopus perforans* (Hoffm.) Antonín & Noordel) и *Mycena pura* (Pers.) P. Kumm. Общих доминантов по биомассе одновременно для всех периодов исследований не было обнаружено. Видовой состав доминирующих грибов как по числу

## ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ АГАРИКОИДНЫХ ГРИБОВ В ЕЛЬНИКЕ ПРИРУЧЬЕВОМ

Виды грибов	1975–1977 гг.		1994–1996 гг.		2010–2012 гг.	
	по числу базидиом	по биомассе	по числу базидиом	по биомассе	по числу базидиом	по биомассе
<i>Amanita fulva</i>						Mr
<i>A. porphyria</i>						Mr
<i>Armillaria mellea</i>	Le					
<i>Boletus edulis</i>		Mr				Mr
<i>Clitocybe clavipes</i>				St		
<i>C. gibba</i>		St				
<i>Collybia dryophila</i>	St	St				
<i>Cortinarius brunneus</i>		Mr	Mr			Mr
<i>C. cinnamomeus</i>	Mr	Mr				
<i>C. collinitus</i>	Mr	Mr				
<i>C. sanguineus</i>			Mr			
<i>Entoloma rhodopolium</i>			Mr			
<i>Gymnopilus picreus</i>	Le					
<i>Hypholoma fasciculare</i>	Le					
<i>Laccaria laccata</i>			Mr	Mr	Mr	
<i>Lactarius camphoratus</i>					Mr	Mr
<i>L. theiogalus</i>	Mr		Mr	Mr		
<i>Leccinum scabrum</i>		Mr				
<i>Marasmius androsaceus</i>	St		St		St	
<i>M. rotula</i>	Le		Le		Le	
<i>Micromphale perforans</i>	St		St		St	
<i>Mycena pura</i>	St		St	St	St	
<i>Paxillus involutus</i>		Mr		Mr		
<i>Russula atropurpurea</i>		Mr				
<i>R. elaeodes</i>		Mr				
<i>R. vinosa</i>		Mr				
<i>Tylopilus felleus</i>				Mr		Mr
Всего	11	11	9	6	6	6
Итого	19		12		11	

П р и м е ч а н и е. Mr – микоризные грибы, St – подстилочные сапротрофы, Le – ксилотрофы.

базидиом ( $J_{I-II} = 33$ ,  $J_{II-III} = 50$ ,  $J_{I-III} = 31$ ), так и по биомассе ( $J_{I-II} = 7$ ,  $J_{II-III} = 9$ ,  $J_{I-III} = 13$ ) подвергался большему преобразованию в отличие от микобиоты в целом.

Доминирующие виды грибов (по периодам) в ельнике приручевом относятся к 3 экологотрофическим группам: микоризообразователи – 17 видов (63 % от всех обнаруженных доминантов за три периода), подстилочные сапротрофы – 6 видов (22 %) и ксилотрофы – 4 вида (15 %). В течение трех периодов наблюдений доминантами по числу базидиом были микоризные грибы, подстилочные сапротрофы и ксилотрофы. В I период большинство видов-доминантов по числу базидиом относилось к подстилочным

сапротрофам и ксилотрофам, во II – к микоризным грибам и в III период – к подстилочным сапротрофам. Доминанты по биомассе в течение трех периодов входили в состав микоризных грибов и подстилочных сапротрофов.

Изменение видового состава доминантов по числу базидиом и биомассе зачастую связано с факторами среды. В засушливый III период доминантами по числу базидиом являлись в основном виды с мелкими плодовыми телами, для которых субстратом является подстилка. Напротив, в сильно увлажненный II период доминантами по числу базидиом были виды с крупными плодовыми телами, являющиеся в основном симбиотрофами.



**СТАТИСТИЧЕСКИ ЗНАЧИМЫЕ КОЭФФИЦИЕНТЫ РАНГОВОЙ КОРРЕЛЯЦИИ СПИРМЕНА  
ДЛЯ ХАРАКТЕРИСТИК МИКОБИОТЫ ПО ДЕКАДАМ АВГУСТА**

Сравниваемые показатели	Кол-во осадков, 1 декада августа	Кол-во осадков, 2 декада августа	Кол-во осадков, 3 декада августа	Ср. темп-ра воздуха, июль	Ср. темп-ра воздуха, август	Сумма осадков, июль	Сумма осадков, август
Общее число видов в биогеоценозе	0,35	0,30	-0,37	-0,12	-0,34	0,26	-0,02
Число базидиом, шт./га	<b>0,45</b>	0,25	<b>-0,52</b>	-0,16	-0,22	0,24	-0,02
Общая биомасса базидиом, г/га	<b>0,39</b>	0,36	-0,24	-0,16	-0,08	<b>0,41</b>	0,06
Число видов-доминантов по числу базидиом	-0,21	0,31	<b>0,41</b>	-0,15	0,18	0,09	0,10
Число видов-доминантов по биомассе	-0,06	-0,08	-0,17	-0,08	<b>-0,56</b>	-0,09	-0,36
Биомасса базидиом видов-доминантов	<b>0,38</b>	0,34	-0,28	-0,11	-0,01	<b>0,45</b>	0,03
Число базидиом видов-доминантов	<b>0,46</b>	0,20	<b>-0,59</b>	-0,13	-0,16	0,21	-0,06
Le – число базидиом, шт./га	-0,13	0,20	-0,30	-0,20	-0,05	0,04	-0,25
Hu – число базидиом, шт./га	-0,13	0,26	-0,22	-0,09	-0,18	0,17	-0,15
Mg – число базидиом, шт./га	<b>0,55</b>	0,26	<b>-0,56</b>	-0,17	-0,22	0,31	0,01
St – число базидиом, шт./га	0,30	0,24	<b>-0,42</b>	-0,17	-0,23	0,17	-0,07
Le – биомасса, г/га	0,07	0,20	-0,26	-0,27	-0,09	0,11	-0,11
Hu – биомасса, г/га	-0,07	0,37	-0,25	-0,19	-0,06	0,33	-0,03
Mg – биомасса, г/га	0,34	<b>0,41</b>	-0,21	-0,13	-0,01	<b>0,43</b>	0,06
St – биомасса, г/га	0,34	0,16	<b>-0,44</b>	-0,11	-0,30	0,12	-0,12

П р и м е ч а н и е. Le – ксилотрофы, Hu – гумусовые сапротрофы, St – подстилочные сапротрофы, Mg – микоризообразователи. Жирным шрифтом отмечены коэффициенты с уровнем статистической значимости  $p < 0,05$ .

**Урожайность грибов.** Большое значение при изучении агарикоидных грибов имеют данные об их урожайности, которые позволяют судить об объеме вторичной продукции биогеоценозов, а также о количественной представленности эколого-трофических групп макромицетов. Число базидиом и их суммарная биомасса в разные периоды исследований значительно варьируют. Во II период наблюдений отмечены наибольшая биомасса и число базидиом грибов. В это время массово развивались виды как с крупными (*Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst., *Lactarius camphoratus* (Bull.) Fr.), так и с мелкими плодовыми телами (*Marasmius rotula* (Scop.) Fr.). На большие урожаи этого периода, вероятно, повлияли обильные осадки и оптимальная температура воздуха. Третий период характеризуется небольшим урожаем как по количеству, так и по биомассе. Отмечено преобладание грибов с мелкими плодовыми телами (*Marasmius rotula* (Scop.) Fr., *Mycena stylobates* (Pers.) P. Kumm.). На низкие урожаи III периода могли повлиять относительно высокая температура воздуха и низкий уровень осадков.

Также отмечаются большие вариации урожая грибов по годам наблюдений. Ежегодные распределения урожаев грибов отражают особенности погодных условий. Резкое увеличение урожайности грибов по биомассе и количеству наблюдалось в 1976 г. после засушливого 1975 г. Самая высокая урожайность грибов по биомассе наблюдалась в 1977 и 2012 гг., по количеству базидиом в 1995 и 1996 гг. Самым низкоурожайным годом стал 2010 г., так как был самым засушливым.

**Статистическая обработка.** Нами проводился корреляционный анализ зависимости некоторых характеристик микобиоты от основных метеорологических показателей июля и августа (средняя месячная температура воздуха, сумма осадков за месяц, сумма осадков по декадам августа). В качестве характеристик микобиоты использованы: общее число видов грибов в ценозе, число базидиом и их суммарная воздушно-сухая биомасса, число базидиом ведущих эколого-трофических групп грибов, а также число видов-доминантов и данные об их урожайности по декадам августа (табл. 4).

Для ельника приручьего отмечены положительные корреляции количества осадков за I декаду августа с общим числом базидиом ( $r_s = 0,45$ ) и их биомассой ( $r_s = 0,39$ ), с числом базидиом микоризных грибов ( $r_s = 0,55$ ), биомассой и числом базидиом доминантов ( $r_s = 0,38$ ;  $r_s = 0,46$ ). Выявленные корреляции свидетельствуют о небольшой зависимости этих показателей от количества осадков в первую декаду августа.

Во II декаду установлена только положительная корреляция средней силы между количеством осадков и биомассой базидиом микоризных грибов ( $r_s = 0,41$ ). В III декаду положительная корреляция отмечена между количеством осадков и числом видов-доминантов по числу базидиом ( $r_s = 0,41$ ), а отрицательные – между количеством осадков и общим числом базидиом ( $r_s = -0,52$ ), числом базидиом видов-доминантов ( $r_s = -0,59$ ), числом базидиом микоризных грибов и подстилочных сапротрофов ( $r_s = -0,56$ ;  $r_s = -0,42$ ), а также с биомассой базидиом подстилочных сапротрофов ( $r_s = -0,44$ ).

На плодоношение агарикоидных грибов могут влиять погодные условия предыдущих месяцев. Так, для микобиоты ельника приручьего выявлены положительные корреляции суммы осадков за июль с общей биомассой базидиом всех видов грибов, биомассой видов-доминантов и биомассой микоризных грибов ( $r_s = 0,41$ – $0,45$ ). Влияния средней месячной температуры воздуха на микобиоту в основном не выявлено.

В целом в рамках проводимого исследования выявлено немного статистически значимых корреляций, все из которых средней силы, что в значительной степени связано с преобладающей древесной породой – елью сибирской, являющейся мощным средообразователем. Микобиота под ее пологом развивается в условиях «выровненности» гидротермического режима, а также высокой влажности воздуха и почвы, чему дополнительно благоприятствует речка Кважва.

### Заключение

В ельнике приручьего за все время исследования выявлено 285 видов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 70 родам, 16 семействам и 4 порядкам. Ведущими по числу видов являются семейства: *Tricholomataceae*, *Cortinariaceae* и *Russulaceae*, что характерно для бореальной зоны. Самыми распространенными родами являются *Mycena*, *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius*.

Новыми для ельника приручьего оказались 57 видов агарикоидных грибов, 5 из которых впервые обнаружены в Пермском крае. Редкими видами грибов являются *Hebeloma sacchariolum*, *Rhodocybe nitellina* (= *Clitopilus nitellinus*), *Collybia acervata* (= *Gymnopus acervatus*).

Видовой состав грибов между тремя периодами исследований варьировал незначительно ( $J = 42$ – $50$ ). В видовом составе высших растений также не происходило существенных изменений. Индексы общности по видовому составу всех высших растений были довольно высокие ( $J = 70$ – $91$ ). Состав древостоя II и III периодов наблюдений был одинаков.

Все виды агарикоидных базидиомицетов ельника приручьего относятся к 9 эколого-трофическим группам, наибольшее распространение из которых имеют микоризные грибы и подстилочные сапротрофы, что характерно для лесных ценозов. Соотношение и состав эколого-трофических групп грибов в течение трех периодов мало изменялись, так как индексы общности были довольно высокие ( $J_{Mr} = 46$ – $51$ ;  $J_{St} = 42$ – $58$ ;  $J_{Le} = 41$ – $50$ ).

Видовой состав доминантов как по биомассе, так и по числу базидиом в течение трех периодов существенно меняется. Количество доминантов как по числу, так и по биомассе варьировало от 6 до 11 видов. Состав доминирующих видов грибов по числу базидиом, и особенно по биомассе, подвержен большей трансформации, в отличие от микобиоты в целом (по числу базидиом:  $J = 31$ – $50$ ; по биомассе:  $J = 7$ – $13$ ).

Наиболее высокие значения биомассы и числа базидиом наблюдались во II период исследований, а наиболее низкие – в III. Самыми урожайными по биомассе базидиом оказались 1977 и 2012 гг., а по числу базидиом – 1995 и 1996 гг. Самым низкоурожайным годом являлся 2010 г., так как был самым засушливым.

Ежегодные урожаи грибов существенно различаются по годам наблюдений, однако слабо отображают особенности погодных условий, что в значительной степени связано с преобладанием в древостое мощного вида-эдификатора – ели сибирской, а также близостью лесной речки. Для изучаемого ценоза, при повышении количества осадков в I декаду августа, прослеживается некоторое усиление плодоношения агарикоидных грибов в августе ( $r_s \approx 0,45$ ), а при повышении количества осадков в III декаду, наоборот – ослабление ( $r_s \approx -0,51$ ). Июльские осадки, предшествующие учету микобиоты,

также в какой-то мере благоприятствуют плодonoшению грибов ( $r_s \approx 0,43$ ). Влияния средней месячной температуры воздуха на микобиоту в целом не выявлено.

## ЛИТЕРАТУРА

- Берлина Н. Г., Макарова О. А., Поликарпова Н. В., Москвичёва Л. А. К мониторингу грибов на Кольском полуострове // Макромицеты бореальной зоны: Материалы Всерос. науч.-практ. конф. (11–13 марта 2009 г., г. Красноярск). Красноярск: СибГТУ, 2009. С. 28–31.
- Булах Е. М. Первые сведения об агарикоидных базидиомицетах хвойных лесов гос. природного заповедника «Ботчинский» (Хабаровский край) // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 2. С. 83–88.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. Пер. с англ. М.: Мир, 1967. 359 с.
- Кириллова О. С. Агарикоидные базидиомицеты Национального парка «Русский север» (Вологодская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 24 с.
- Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядков *Polyporales* s. str., *Boletales*, *Agaricales* s. str., *Russulales* в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314.
- Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Предтеченская О. О. и др. Микобиота коренных и производных лесов Восточной Фенноскандии: видовое разнообразие, субстратно-биотопическая приуроченность и функциональное значение // Разнообразие и динамика лесных экосистем России. В 2-х кн. Кн. 2. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 329–372.
- Максимович Г. А. Геоморфологическое районирование Пермской области: Доклады Четвертого Всеуральского совещ. по физико-географическому и экономико-географическому районированию Урала. Пермь, 1958. Т. 1, вып. 1. С. 1–4.
- Морозова О. В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 27 с.
- Нездойминого Э. Л. Шляпочные грибы некоторых еловых и сосновых лесов Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 2. С. 151–157.
- Овеснов С. А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та, 1997. 252 с.
- Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты горнолесного пояса приполярного Урала // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. уч. (20–24 апреля 2015 г., г. Екатеринбург). Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2015. С. 186–188.
- Переведенцева Л. Г. Агариковые грибы как компоненты лесных биогеоценозов (Центральное Прикамье): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1980. 23 с.
- Переведенцева Л. Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: Наука, 1999. 48 с.
- Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В. Микобиота коренных и производных лесов Республики Карелия // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 9-й междунар. конф. (19–24 октября, г. Минск) / Под. ред. В. Г. Стороженко, В. Б. Звягинцева. Минск: БГТУ, 2015. С. 168–171.
- Степанова О. А. Грибы на порубочных остатках в еловых лесах Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 5. С. 15–20.
- Сукачёв В. Н., Зонн Е. В. Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Трухачёва Н. В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. 384 с.
- Фомина Е. А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Карельского перешейка (Ленинградская область). Видовое разнообразие // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 1. С. 43–51.
- Чесноков А. Д., Сышев И. М. Мониторинг съедобных грибов Ямало-Ненецкого автономного округа // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 8-й междунар. конф. (15–19 октября 2012 г., г. Ульяновск). Ульяновск: УлГУ, 2012. С. 338–342.
- Шкляев А. С., Балков В. А. Климат Пермской области. Пермь: Пермск. кн. изд-во, 1963. 191 с.
- Avis P. G., Gaswick W. C., Toncovich G. S., Leacock P. R. Monitoring fungi in ecological restorations of coastal Indiana // Restoration Ecol. 2017. Vol. 25, N 1. P. 92–100.
- Bochus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. B. 80. N 1. S. 1–100.
- De la Varga H., Agueda B., Agreda T. et al. Seasonal dynamics of *Boletus edulis* and *Lactarius deliciosus* extraradical mycelium in pine forests of central Spain // Mycorrhiza. 2013. Vol. 23, N 5. P. 391–402.
- Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (*Polyporales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Russulales*) // Kleine Kryptogamenflora. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York. 1983. 533 S.
- Mycobank [Электронный ресурс] URL: <http://www.mycobank.org/> (дата обращения: 30.01.2018).
- Perini C., Lagana A., Salerni E., Barluzzi C. Monitoring of macrofungi in evergreen oak woods of Tuscany: The permanent plot of Poggio Carpineta (Grosseto, Italy) // Quad. Bot. Ambientale. 1996. Vol. 7. P. 155–159.



---

---

## БИОТА НАПОЧВЕННЫХ ГРИБОВ В ЛЕСНЫХ ФИТОЦЕНОЗАХ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ АНТРОПОГЕННОЙ СУКЦЕССИИ

О. О. Предтеченская

Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,  
opredt@krc.karelia.ru

### Введение

Одним из наиболее сильных антропогенных факторов в лесах являются сплошные рубки леса, приводящие к резкой смене растительного покрова. На вырубках формируются новые фитоценозы со своеобразными и очень неоднородными условиями для развития макромицетов. Многими исследователями (Шубин, 1973, 1990; Бурова, 1986; Скрябина, Сенникова, 1988; Kropp, Albee, 1996; Durall et al., 2006; Egli, 2011) отмечается, что под влиянием рубок лесные уголья практически выводятся из разряда грибных на несколько лет. В дальнейшем видовой состав и урожайность грибов изменяются в зависимости от возраста и доминирующей породы древесного яруса.

Работы по исследованию состава грибов на вырубках на территории Карелии и Мурманской области проводились в Институте леса КарНЦ РАН с начала 50-х до конца 70-х годов прошлого века (Шубин, 1973). Они включали изучение образования эктомикориз у сеянцев хвойных древесных пород при создании культур посевам, а также состава грибов-симбиотрофов. Было установлено массовое образование эктомикориз у сеянцев всех пород, в том числе лиственных, в течение первых двух лет их жизни во всех лесорастительных условиях независимо от применяемых агротехнических мероприятий, а также присутствия на вырубке древесных растений. Очевидно, это связано с повсеместным наличием в почве грибов-симбионтов и их высокой активностью.

По наблюдениям В. И. Шубина (1990), на вырубках первых пяти лет в средней подзоне тайги распространено около 30 видов макромицетов. Наиболее неблагоприятные условия для развития грибов складываются при зарас-

тании вырубки злаками. Плодовые тела грибов появляются около сеянцев второго года. Отмечено плодоношение лаковицы розовой (*Laccaria laccata*), пецицы коричневой (*Peziza badia*) и видов рода Волоконница (*Inocybe*). Часто встречается телефора земляная (*Thelephora terrestris*). Все эти виды распространены в посевных отделениях лесных питомников и отнесены к грибам-симбионтам ранней стадии сукцессий. Из них только лаковица розовая встречается на вырубках всех типов, доминируя по количеству плодовых тел (Шубин, 1964). Она является симбионтом всех лесообразующих пород, а также интродуцентов – лиственницы, кедра, дуба и пихты. Доминирование лаковицы розовой среди грибов-симбионтов можно объяснить повышенным содержанием в почве вырубков подвижного азота. Исследования показали, что внесение азотсодержащих удобрений вызывает массовое появление и стабильное плодоношение лаковицы розовой в сосняках брусничных II класса возраста (Шубин, 1990). Поэтому она используется нами в качестве биоиндикатора изменений содержания в почве подвижного азота.

На вырубках создаются другие условия для развития напочвенных грибов сапротрофов и особенно симбиотрофов. Последние перестают получать углеводы от древесных растений, что вызывает лизис большей части из-за углеродного голодания. Лизис мицелия и эктомикориз обогащает почву азотом, ускоряя разложение органического вещества. Резко изменяются гидротермический режим воздуха в приземном слое и верхних горизонтах почвы, химические и биологические свойства почвы. Формируется новый состав живого напочвенного покрова, который начинает выполнять роль эдификатора в функционировании фитоценоза. Период лесовосстановления до образо-

вания молодняков исключительно динамичен по экологическим условиям для формирования и функционирования напочвенных грибов. В этот период определяются состав и строение молодняков, которые в рассматриваемых лесорастительных условиях являются наиболее ценными грибными угодьями. Поэтому изучение особенностей формирования биоты напочвенных грибов в предшествующий формированию молодняков период имеет не только теоретическое, но и практическое значение.

Целью наших исследований было изучение биоты напочвенных грибов в формирующихся на вырубках разной степени давности древостоях.

### Материалы и методы

Изучение видового разнообразия микобиоты выполнялось в Прионежском и Кондопожском районах Республики Карелия (подзона средней тайги) на шести вырубках 3–9-летней давности в сосняках черничных и брусничных и стольких же вырубках 5–11-летней давности в ельниках черничных типов различного породного состава и возраста (табл. 1). На свежих вырубках (весна

2011 г.) в сосновых типах леса к началу исследований имелись единичные семенные деревья главной породы и значительное количество пней и неубранной древесины хвойных и лиственных пород. На остальных произошло естественное возобновление березы и осины, изредка встречается сосновый подрост последующего происхождения. На части вырубок из-под ельников, кроме того, созданы культуры сосны и ели.

Для каждой рубки были выявлены видовой состав сосудистых растений в напочвенном покрове и проективное покрытие опада, определена густота подроста разных пород деревьев. Также на всех вырубках выполнено детальное морфологическое описание почвенных профилей и определены запасы органического вещества в подстилках. Описание напочвенного покрова выполнено сотрудниками лаб. динамики и продуктивности таежных лесов ИЛ КарНЦ РАН Н. В. Гениковой и Н. И. Рыжковой, почвенные описания – сотрудниками лаб. лесного почвоведения ИЛ КарНЦ РАН О. Н. Бахмет и Ю. С. Кудиновой.

Статистические расчеты были выполнены А. В. Полевым в программе PAST, версия 3.13 (Hammer et al., 2001).

Т а б л и ц а 1

### ХАРАКТЕРИСТИКА ВЫРУБОК, НА КОТОРЫХ ПРОВОДИЛИСЬ ИССЛЕДОВАНИЯ

№ пробной площади (ПП)	Год рубки	Состав бывшего древостоя	Возраст бывшего древостоя, лет	Тип леса	Почва
Кондопожский р-н					
1	2011	10Сед.Б,Ос	110–120	С. черн.	Подзол иллювиально-гумусово-железистый супесчаный на моренных отложениях
2	2007	8С1Б1Ос	120	С. черн. влаж.	Торфянистый подзол иллювиально-гумусовый песчаный
3	2011	9С1Бед.Ос	130–140	С. брусн.	Подзол иллювиально-железистый песчаный на флювиогляциальных песках
4	2005	6С2Е1Б1Ос	120–140	С. черн.	Подбур оподзоленный на элювии коренных пород
5	2005	5С3Е1Б1Ос	–«–	–«–	–«–
6	2007	–«–	120	–«–	–«–
Прионежский р-н					
7	2005	6ЕЗБ1Ос	110–120	Е. черн.	Подзол иллювиально-железистый супесчаный на моренных отложениях
8	2008	7Е2Ос1Б	–«–	–«–	–«–
9	2007	–«–	–«–	–«–	–«–
10	2003	8Е1С1Б	–«–	–«–	–«–
11	2009	–«–	180	–«–	Подзол иллювиально-гумусовый супесчаный на моренных отложениях
12	2009	10Е	–«–	–«–	–«–

## Результаты и обсуждение

Оценка видового состава грибов проводилась на вырубках и в прилегающих древостоях аналогичных типов леса. Помимо традиционных осенних сборов, проведена оценка видового состава весенних и раннелетних видов.

Наши исследования показали, что на вырубках 3–5-летней давности, по сравнению со свежими, возрастает количество представителей всех групп сапротрофов (в первую очередь, ксилосапротрофов). В последующие годы резко увеличивается количество видов-микоризообразователей (от 14 видов на свежих вырубках до 44 на вырубках давностью свыше 6 лет). На всех вырубках зарегистрированы дождевик шиповатый (*Lycoperdon perlatum*), лаковица розовая (*Laccaria laccata*), говорушка булавоногая (*Ampulloclitocybe clavipes*), плютей олений (*Pluteus cervinus*), ложноопенок серно-желтый (*Hypholoma fasciculare* var. *fasciculare*), подберезовик обыкновенный (*Leccinum scabrum*), свинушка тонкая (*Paxillus involutus*). Большая часть этих видов является облигатными или факультативными гумусовыми сапротрофами или ксилосапротрофами. В то же время плодоношение такого микоризообразователя, как подберезовик обыкновенный, объясняется, по-видимому, сохранением даже на свежих вырубках подроста березы. В июне на вырубках 3–4-летней давности наблюдалось обильное плодоношение строчка съедобного (*Gyromitra esculenta*), который не был отмечен на более старых вырубках. Эти примеры указывают на общую тенденцию сформировавшегося биоценоза – переработку послерубочных остатков древесины и перевод питательных веществ в доступную для растений форму, что впоследствии обуславливает переход биоценоза на новую стадию сукцессии.

В период исследования на вырубках были зарегистрированы 39 новых для данных участков видов: *Aleuria aurantia*, *Amanita citrina* var. *citrina*, *Baeospora myosura*, *Boletus subtomentosus*, *Cortinarius anomalus*, *C. armeniacus*, *C. brunneus* var. *brunneus*, *C. caninus*, *C. collinitus*, *C. decipiens* var. *decipiens*, *C. delibutus*, *C. violaceus*, *Cystoderma carcharias*, *Cystolepiota moelleri*, *Entoloma conferendum* var. *conferendum*, *E. sericeum* var. *sericeum*, *Flammulina velutipes* var. *velutipes*, *Gomphidius roseus*, *Gymnopilus picreus*, *Gyromitra infula*, *Hebeloma leucosarx*, *Hypholoma capnoides*, *Leccinum aurantiacum*, *Lepiota clypeolaria*, *L. cristata*,

*Marasmius androsaceus*, *Megacollybia platyphylla*, *Mycena cinerella*, *M. laevigata*, *Mycetinis scorodonius*, *Panaeolus papilionaceus* var. *papilionaceus*, *Pholiota flammans*, *Phyllotopsis nidulans*, *Pluteus plautus*, *Russula adusta*, *R. decolorans*, *Stropharia semiglobata*, *Tricholoma columbetta*, *Tricholomopsis rutilans*.

В прилегающих к вырубкам древостоях отмечены 17 новых видов: *Amanita virosa*, *Cortinarius bivelus*, *C. cinnamomeoluteus*, *C. evernius*, *C. orellanus*, *C. sanguineus*, *Entoloma lividoalbum*, *Hygrocybe pratensis* var. *pratensis*, *Lepiota cristata*, *Leucoagaricus leucothites*, *Mycena leptcephala*, *M. stylobates*, *Mycetinis scorodonius*, *Rhizopogon luteolus*, *Rhodocollybia butyracea* f. *asema*, *Russula foetens*, *Tubaria confragosa*.

В целом на вырубках зарегистрировано 7 видов аскомицетов из 4 родов, 3 семейств и 135 видов агарикоидных базидиомицетов из 51 рода, 25 семейств. В лесных массивах, примыкающих к обследованным вырубкам, отмечено 9 видов аскомицетов из 6 родов, 4 семейств и 178 видов агарикоидных базидиомицетов из 61 рода, 28 семейств (табл. 2).

**Видовое разнообразие на вырубках.** Наибольшее число видов грибов (119) было зарегистрировано на пробе № 8 (вырубка 2006 г., ельник черничный) и наименьшее (11) – на пробе № 12 (вырубка 2008 г., ельник черничный). Видовое разнообразие на вырубках значительно варьировало, было достоверно меньше на пробках № 1 (вырубка 2011 г., сосняк черничный) и 12 (рис. 1). По результатам дисперсионного анализа количество видов, зарегистрированных на вырубках, не зависело достоверно ни от местоположения и давности вырубки, ни от типа леса и почвы, ни от возраста окружающих древостоев. В то же время видовое богатство коррелировало с количеством опада (коэф. корр. Спирмена  $R_s = 0,60$   $P < 0,05$ ) и проективным покрытием вейника ( $R_s = 0,59$   $P < 0,05$ ). Эти корреляции подтверждают предположения о преобладании в первичной сукцессии видов, участвующих в переводе питательных веществ опада в доступную для растений форму.

**Сходство и различие видового состава на вырубках и в прилегающих древостоях.** Для анализа сукцессий агарикоидных грибов в насаждениях, сформировавшихся на вырубках разной давности, выполнен анализ сходства микобиот на пробных площадях, а также в сравнении с прилегающими древостоями с использованием коэффициента Сьеренсена-Чекановского (Шмидт, 1984).



**ВИДОВАЯ НАСЫЩЕННОСТЬ СЕМЕЙСТВ ГРИБОВ НА ВЫРУБКАХ РАЗЛИЧНОЙ ДАВНОСТИ  
И В ПРИЛЕГАЮЩИХ ДРЕВОСТОЯХ**

Род	Число видов грибов						
	Прилегающие древостои	Вырубки	Давность рубки			Тип леса на вырубках	
			1–2 года	3–5 лет	6–10 лет	Сосняки	Ельники
Класс <i>Ascomycetes</i>							
Порядок <i>Peziziales</i>							
Семейство <i>Discinaceae</i>							
<i>Gyromitra</i>	3	3	2	3	2	2	3
Семейство <i>Pezizaceae</i>							
<i>Aleuria</i>	1	1		1	1		1
<i>Peziza</i>	2	1		1	1	1	1
Семейство <i>Pyronemataceae</i>							
<i>Humaria</i>	1	1			1	1	
<i>Scutellinia</i>	1						
Семейство <i>Helvellaceae</i>							
<i>Helvella</i>	1						
Класс <i>Basidiomycota</i>							
Порядок <i>Agaricales</i>							
Семейство <i>Agaricaceae</i>							
<i>Chlorophyllum</i>	1						
<i>Cystoderma</i>	2	2	1	1	2	1	2
<i>Cystolepiota</i>		1	1		1	1	1
<i>Lepiota</i>	2	2	1		2	2	
<i>Leucoagaricus</i>	1						
<i>Lycoperdon</i>	4	3	2	2	3	3	2
<i>Macrolepiota</i>	1						
Семейство <i>Amanitaceae</i>							
<i>Amanita</i>	7	7	4	2	5	6	3
Семейство <i>Cortinariaceae</i>							
<i>Cortinarius</i>	22	17	3	11	11	9	13
Семейство <i>Cyphellaceae</i>							
<i>Cheimonophyllum</i>	1						
Семейство <i>Entolomataceae</i>							
<i>Entoloma</i>	3	3	1	2	2	2	2
Семейство <i>Hydnangiaceae</i>							
<i>Laccaria</i>	3	3	1	2	3	1	3
Семейство <i>Hygrophoraceae</i>							
<i>Ampulloclitocybe</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Hygrocybe</i>	2						
<i>Hygrophorus</i>	2						
Семейство <i>Hymenogastraceae</i>							
<i>Galerina</i>	3	2	1	1	2	1	2
<i>Gymnopilus</i>	1	2	1	1	2	2	1
<i>Hebeloma</i>	1	2	1	1	1	1	1
<i>Hypholoma</i>	5	3	2	2	2	3	2
<i>Pholiota</i>	2	1		1	1	1	1
<i>Stropharia</i>	2	2		2	2	1	2
<i>Incertae sedis</i>							
<i>Leucocybe</i>	1						
<i>Panaeolus</i>	1	2	1		1	2	

Семейство <i>Inocybaceae</i>							
<i>Crepidotus</i>	1						
<i>Inocybe</i>	3	3	2	3	2	2	3
<i>Tubaria</i>	1						
Семейство <i>Lyophyllaceae</i>							
<i>Calocybe</i>	1	1			1	1	
<i>Lyophyllum</i>	1						
Семейство <i>Marasmiaceae</i>							
<i>Baeospora</i>		1	1			1	
<i>Gymnopus</i>	4	3	1	2	2	3	2
<i>Marasmius</i>	2	1	1			1	
<i>Megacollybia</i>		1		1	1	1	1
<i>Mycetinis</i>	1	1			1	1	
<i>Rhodocollybia</i>	3						
Семейство <i>Mycenaceae</i>							
<i>Mycena</i>	11	8	2	2	7	8	3
<i>Panellus</i>	1	1			1	1	
<i>Xeromphalina</i>		1			1		1
Семейство <i>Physalacriaceae</i>							
<i>Armillaria</i>	1	1	1	1	1	1	1
<i>Flammulina</i>		1			1	1	
Семейство <i>Pleurotaceae</i>							
<i>Pleurotus</i>	2	1		1	1	1	1
Семейство <i>Pluteaceae</i>							
<i>Pluteus</i>	2	3	1	1	3	2	2
Семейство <i>Psathyrellaceae</i>							
<i>Coprinellus</i>	2	1		1	1	1	1
<i>Coprinopsis</i>	1	1		1	1	1	1
<i>Lacrymaria</i>	1	1			1	1	
<i>Psathyrella</i>	1						
Семейство <i>Strophariaceae</i>							
<i>Agrocybe</i>	1						
<i>Kuehneromyces</i>	1	1		1	1	1	1
<i>Pholiota</i>	3	3			3	3	1
Семейство <i>Tricholomataceae</i>							
<i>Cantharellula</i>	1	1		1			1
<i>Clitocybe</i>	5	3		2	2	2	2
<i>Fayodia</i>	1						
<i>Infundibulicybe</i>	1						
<i>Phyllotopsis</i>		1	1			1	
<i>Tricholoma</i>	3	5	1		4	5	
<i>Tricholomopsis</i>	1	2	1	1	1	1	2
Порядок <i>Boletales</i>							
Семейство <i>Boletaceae</i>							
<i>Boletus</i>	4	3	1	1	2	3	1
<i>Leccinum</i>	5	5	2	2	5	2	5
<i>Tylopilus</i>	1	1			1	1	
Семейство <i>Gomphidiaceae</i>							
<i>Chroogomphus</i>	1	1			1	1	
<i>Gomphidius</i>	2	2			2	1	1

Род	Число видов грибов						
	Прилегающие древостои	Вырубки	Давность рубки			Тип леса на вырубках	
			1–2 года	3–5 лет	6–10 лет	Сосняки	Ельники
Семейство <i>Hygrophoropsidaceae</i>							
<i>Hygrophoropsis</i>	1	1	1	1	1	1	1
Семейство <i>Paxillaceae</i>							
<i>Paxillus</i>	1	1	1	1	1	1	1
Семейство <i>Rhizopogonaceae</i>							
<i>Rhizopogon</i>	1						
Семейство <i>Strobilomycetaceae</i>							
<i>Chalciporus</i>	1						
Семейство <i>Suillaceae</i>							
<i>Suillus</i>	4	3	1		3	3	2
Семейство <i>Tapinellaceae</i>							
<i>Tapinella</i>	1	1	1		1	1	1
Порядок <i>Russulales</i>							
Семейство <i>Auriscalpiaceae</i>							
<i>Lentinellus</i>	2	1	1			1	
Семейство <i>Russulaceae</i>							
<i>Lactarius</i>	16	9	4	5	9	8	7
<i>Russula</i>	14	1	3	5	1	7	9
Всего родов	69	56	34	35	51	53	41
Всего видов	187	134	50	67	109	111	92

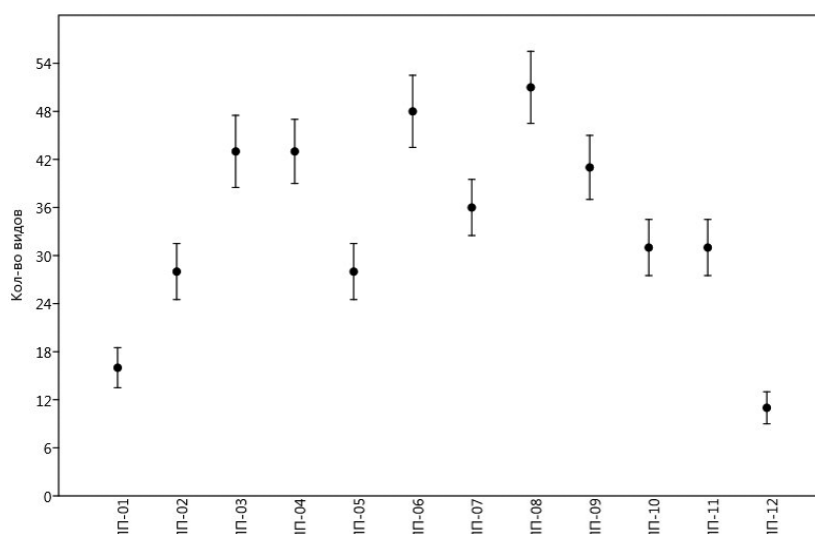


Рис. 1. Видовое разнообразие напочвенных грибов и доверительный интервал (95 %) на исследованных вырубках

Ординация пробных площадей не выявила значительной роли давности вырубки в формировании видовой структуры напочвенных грибов. Группы разной давности по большей части перекрывались, и лишь самые свежие вырубки стояли несколько особняком (рис. 2). Дисперсионный анализ также показал, что видовой состав на вырубке определяется в основном ее местоположением, типом леса и почвой

(табл. 3). Сообщества наиболее сходные по видовому составу с прилегающими древостоями (коэффициент сходства 0,6) формируются на участках с давностью рубки 6–10 лет (табл. 4), где временно создаются наиболее благоприятные условия для развития грибов. В дальнейшем происходит сильное загущение древесного яруса, что неблагоприятно сказывается на плодоношении макромицетов.



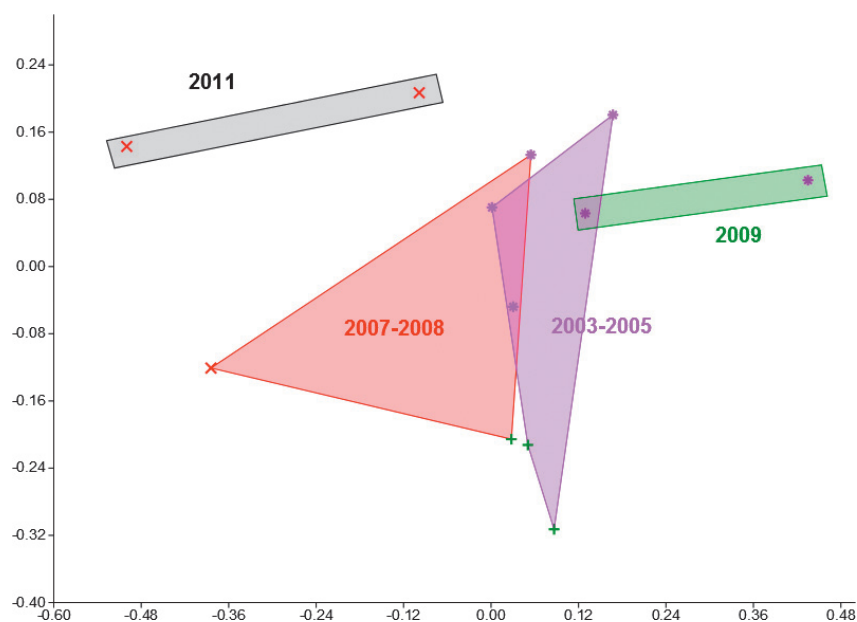


Рис. 2. Ординация исследованных вырубок в первых двух осях NMDS на основе меры сходства Сьеренсена-Чекановского

Условные обозначения: x, +, \* – вырубки (x – Кончезеро, + – Гомсельга, \* – Лососинное); полигоны – группы по давности вырубки

Т а б л и ц а 3

#### РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ВИДОВОГО СОСТАВА МАКРОМИЦЕТОВ НА ВЫРУБКАХ\*

Фактор	F	P
Местоположение	<b>2,57</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Тип почвы	<b>2,2</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Тип леса	<b>1,8</b>	<b>&lt; 0,05</b>
Возраст леса	1,19	0,19
Давность вырубки	1,18	0,16

П р и м е ч а н и е. \* Непараметрический дисперсионный анализ – Ретманова, на основе индекса сходства Сьеренсена-Чекановского, достоверные значения выделены жирным шрифтом.

Общее количество видов на вырубках из-под сосняков и ельников в целом близко (110 и 92 вида, соответственно). При этом на вырубках достаточно велико количество моновалентных и поливалентных симбионтов березы (около 55 %), поскольку именно она начинает возобновляться в первую очередь.

В связи с этим различия в видовом составе грибов на вырубках из-под сосняков и ельников могут объясняться микроусловиями, оказавшимися благоприятными для плодоношения тех или иных видов макромицетов (табл. 5).

Т а б л и ц а 4

#### МАТРИЦА СХОДСТВА ВИДОВОГО СОСТАВА АГАРИКОИДНЫХ ГРИБОВ ВЫРУБОК РАЗНЫХ СРОКОВ ДАВНОСТИ И ПРИЛЕГАЮЩИХ ДРЕВОСТОЕВ\*

Вырубки		Давность рубки, лет			
		1–2	3–5	6–10	> 10
Давность рубки, лет	1–2				
	3–5	0,34			
	6–10	0,38	0,47		
	> 10	0,22	0,36	0,33	
Прилегающие древостои		0,26	0,33	0,60	0,17

П р и м е ч а н и е. \* По коэффициенту Сьеренсена-Чекановского – KSC.

Анализ трофической структуры биоты аскомицетов и агарикоидных базидиомицетов показывает, что если по абсолютному количеству видов в незатронутых рубкой лесах выше разнообразие всех групп грибов (рис. 3), то в процентном соотношении на вырубках несколько выше доля ксилотрофов, подстилочных сапротрофов и копротрофов (табл. 6).

В целом общее обеднение видового состава грибов на вырубках объясняется утратой или сокращением необходимых условий произрастания, для микоризных грибов это уничтожение рубкой растения-хозяина.

**АНАЛИЗ СВЯЗЕЙ ГРИБОВ-  
МИКОРИЗООБРАЗОВАТЕЛЕЙ  
С ДРЕВЕСНЫМИ ПОРОДАМИ  
(КОЛИЧЕСТВО ВИДОВ, ЕД.)**

Древесная порода	Участки после рубки	Прилегающие древостои
Моновалентные симбионты		
Береза	19	22
Осина	3	3
Сосна	19	28
Ель	5	10
Поливалентные симбионты		
Береза + сосна	5	4
Береза + ель	1	4
Береза + сосна + ель	15	17
Сосна + ель	4	4
Всего микоризообразователей	73	95

Условные обозначения: Мг – микоризообразователи, сапротрофы, Le – ксилотрофы, Hu – гумусовые, St – подстилочные, Fd – опада, М – на мхах, Ес – копротрофы.

**ПРЕДСТАВЛЕННОСТЬ ТРОФИЧЕСКИХ  
ГРУПП АСКОМИЦЕТОВ И АГАРИКОИДНЫХ  
БАЗИДИОМИЦЕТОВ ВЫРУБОК  
И ПРИЛЕГАЮЩИХ ДРЕВОСТОЕВ (%)**

Трофическая группа	Прилегающие древостои	Вырубки
Микоризообразователи	51,1	50,3
Сапротрофы:		
ксилотрофы	19,4	21,4
гумусовые	11,8	9,0
подстилочные	12,9	13,8
опада	1,6	1,4
на мхах	1,1	0,7
копротрофы	1,1	2,1
Прочие	1,1	1,4

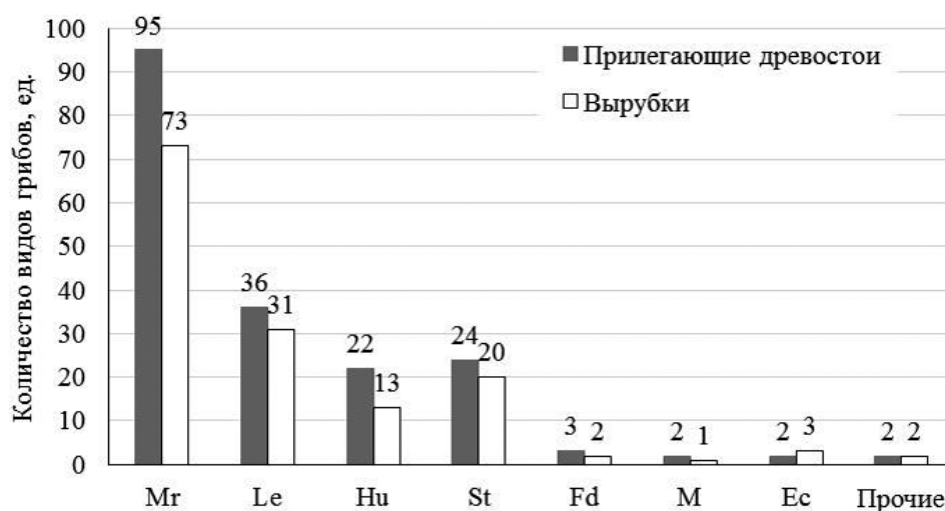


Рис. 3. Трофическая структура биоты аскомицетов и агарикоидных базидиомицетов вырубков и прилегающих древостоев

### Заключение

Изменения видового состава агарикоидных базидиомицетов в течение 15–20 лет после рубки связаны в основном не с давностью вырубки, а с ее местоположением и связанными с ним факторами (тип почвы, тип леса). Тем не менее в течение небольшого промежутка времени (6–10 лет после рубки) структура микобиоты может приближаться к таковой в окружающих древостоях. Видовое богатство сильно варьирует и также не зависит от

давности рубки, в то же время коррелирует с такими факторами, как количество опада и степень зарастания вейником. Кроме того, можно констатировать, что условия, возникающие на вырубках, создают преимущества для плодоношения сапротрофов, обитающих на древесных остатках.

Автор выражает искреннюю признательность сотруднику лаб. ландшафтной экологии и охраны лесных экосистем ИЛ КарНЦ РАН А. В. Полевому за статистический анализ полученных результатов, сотрудникам

лаб. динамики и продуктивности таежных лесов ИЛ КарНЦ РАН – Н. В. Гениковой и Н. И. Рыжковой за анализ и описание напочвенного покрова и сотрудникам лаб. лесного почвоведения ИЛ КарНЦ РАН – О. Н. Бахмет и Ю. С. Кудиновой за анализ и описание почв исследованных участков.

Работа выполнена в рамках государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса КарНЦ РАН).

#### ЛИТЕРАТУРА

Бурова Л. Г. Экология грибов-макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.

Скрябина А. А., Сенникова Л. С. Влияние антропогенного воздействия на видовой состав и урожайность съедобных грибов в лесных ценозах // Промысловая оценка и освоение биологических ресурсов. Киров, 1988. С. 139–145.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1984. 288 с.

Шубин В. И. Макромицеты лесных фитоценозов и их использование. Л.: Наука, 1990. 197 с.

Шубин В. И. Микотрофность древесных пород, ее значение при разведении леса в таежной зоне. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Шубин В. И. Наблюдения за распространением *Laccaria laccata* (Fr.) Cooke // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 9. С. 1305–1310.

Durall D. M. et al. Effects of clearcut logging and tree species composition on the diversity and community composition of epigeous fruit bodies formed by ectomycorrhizal fungi / D. M. Durall, S. Gamiet, S. W. Simard et al. // Can. J. Bot. 2006. Vol. 84, N 6. P. 966–980.

Egli S. Mycorrhizal mushroom diversity and productivity an indicator of forest health? // Ann. For. Sci. 2011. N 68. P. 81–88.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologica Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. P. 1–9.

*Index Fungorum*. CABI Database. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: апрель 2018).

Kropp B. R., Albee S. The effects of silvicultural treatments on occurrence of mycorrhizal sporocarps in a *Pinus contorta* forest: A preliminary study // Biol. Conserv. 1996. Vol. 78, iss. 3. P. 313–318.

## СООБЩЕСТВА БАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ, УЧАСТВУЮЩИХ В БИОГЕННОМ КСИЛОЛИЗЕ ВАЛЕЖА ЛИСТВЕННИЦЫ В УСЛОВИЯХ НП «ВОДЛОЗЕРСКИЙ» (РЕСПУБЛИКА КАРЕЛИЯ)

А. В. Руоколайнен<sup>1</sup>, Е. В. Шорохова<sup>1,2</sup>, Е. А. Капица<sup>2,1</sup>, В. М. Коткова<sup>3</sup>, И. В. Ромашкин<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН», annaruo@krc.karelia.ru;

<sup>2</sup> Государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова;

<sup>3</sup> Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Лиственница (*Larix* spp.) – одна из распространенных пород хвойных деревьев, относящихся к семейству *Pinacea*. На Северо-Западе России произрастает лиственница архангельская (*Larix archangelica* С. Lawson), которая рассматривается многими авторами в составе лиственницы сибирской (*L. sibirica* Ledeb.), в качестве подвида (*L. sibirica* subsp. *archangelica* (С. Lawson) Tzvelev) или даже синонима (Дылис, 1961; Abaimov, 1988). В настоящее время видовой статус таксона подтвержден популяционно-генетическими и молекулярными исследованиями (Орлова, 2011).

В Республике Карелия лиственница архангельская естественно произрастает преимущественно в Пудожском районе в Национальном парке «Водлозерский» вдоль северо-восточного побережья оз. Водлозеро. Чистых насаждений на территории НП лиственница не образует, а встречается в составе сосняков и ельников черничных. Общая площадь распространения лиственницы на территории НП «Водлозерский» составляет 3952 га, в том числе с долевым участием лиственницы в размере 10 % по запасу – 1610 га, 20 % – 116 га. Ее возраст в основном варьирует от 160 до 250 лет. Подрост лиственницы в насаждениях отсутствует (Ананьев, Раевский, 2010; Кищенко, 2015). Лиственница архангельская (syn. **Лиственница Сукачева**) занесена в Красную книгу Республики Карелия (2007).

Одним из важных компонентов, участвующих в процессах биологического разложения древесины в лесных экосистемах, являются дереворазрушающие грибы. Сведения о видовом составе дереворазрушающих базидиальных грибов, развивающихся на валеже лиственницы в Республике Карелия, до последнего времени были очень фрагментарными (Крутов и др., 2014; Руоколайнен, Коткова, 2018). Более детально они исследовались на территории соседнего региона – Архангельской области, где выявлено 125

видов грибов, ассоциированных с древесиной лиственницы (Ежов, 2015). Однако сообщества грибов, участвующих в биогенном ксилолизе лиственницы, и их динамика ранее не изучались.

Среди дереворазрушающих макромицетов выделяются трофические группы – патогены, факультативные патогены и сапротрофы. Патогены и факультативные сапротрофы начинают свое развитие на живых деревьях и отмирают вскоре после гибели дерева, вызывая стволовые и корневые гнили. Большая часть видов афиллофоровых грибов относятся к сапротрофам, которые развиваются на валежных стволах различной степени разложения (Стороженко, 2011). Факультативные патогены развиваются в основном как сапротрофы, но могут поселяться и на ослабленных живых деревьях. Некоторыми исследователями было показано, что структура и функция грибного сообщества зависят от так называемого «эффекта приоритета», когда виды-первопоселенцы определяют появление последующих видов грибов и структуру всего сообщества (Fukami et al., 2010; Ottosson et al., 2014). Таким образом, состав грибов, развивающихся на валежных стволах, которые начали разрушаться еще при жизни дерева, может отличаться от того, который сформировался после отмирания дерева.

Цель нашего исследования заключалась в анализе видового состава сообществ базидиальных грибов, развивающихся на валежных стволах лиственницы по трофическому статусу видов в зависимости от срока давности отмирания дерева и размера (диаметра) валежных стволов.

### Материалы и методы

Исследование проводили в НП «Водлозерском» (62,413515°–62,416265° с.ш., 37,093483°–37,105613° в.д.) в подзоне средней тайги близ



р. Сухая Водла в ельнике черничном с участием лиственницы (18 % по запасу). На данной территории среднегодовая температура составляет +1,7 °С, температура января –12,4 °С, температура июля +16,3 °С, а среднегодовое количество осадков – 600–650 мм (Назарова, 2006). Почвы на участке выборки дерново-подзолистые и подзолистые, супесчаные и суглинистые, в некоторых местах глеевые на моренных отвалах.

Для выявления видового состава сообществ базидиальных дереворазрушающих грибов было отобрано 38 валежных стволов *Larix archangelica*. Для каждого ствола регистрировался вид отпада дерева (ветровал или бурелом), давность отпада (т. е. время, прошедшее после отмирания дерева), которую определяли дендрохронологическими методами по изменению радиального прироста или механическим повреждением камбиального слоя соседних деревьев (Dynesius, Jonsson, 1991), диаметр на расстоянии 1,3 м от комля. Визуально оценивали объем и тип гнили, класс разложения валежа (по: Шорохова, Шорохов, 1999), процент покрытия ствола корой. На основании знаний о биологии видов грибов, типах вызываемой ими сердцевинной гнили и наличии плодовых тел патогенных грибов разлагающиеся валежные стволы были отнесены к одному из двух типов ксилолиза – биотрофному или сапротрофному. Стволы, разлагаемые патогенами, факультативными патогенами и факультативными сапротрофами, относили к биотрофному типу ксилолиза, остальные стволы – к сапротрофному.

Учет и сбор образцов дереворазрушающих базидиальных грибов (*Basidiomycetes*) проведен 1–5 июля 2016 г. и 8–9 сентября 2017 г. на отобранных валежных стволах лиственницы. Идентификация материала выполнена в лабораторных условиях с использованием микроскопов ЛОМО Микмед–6, стандартных реактивов и современных определителей (Bernicchia, 2005; Bernicchia, Gorjón, 2010). Собранные образцы хранятся в гербариях Института леса КарНЦ РАН (PTZ) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Данные о присутствии видов грибов на стволах были проанализированы с использованием ординационного метода многомерного шкалирования (Non-metric Multidimensional Scaling, NMDS) (Oksanen et al., 2013). Все анализы были выполнены в программном пакете R (R CoreTeam, 2015). Единично встреченные виды не учитывались. В качестве показателей различия рассчитывались

коэффициенты Брэя-Куртиса, а в качестве факторов, влияющих на состав сообществ, анализировали такие векторные переменные, как диаметр ствола, тип ксилолиза и давность отпада.

## Результаты и обсуждение

На обследованных валежных стволах лиственницы, давность отпада которых варьировала от 0 до 88 лет, обнаружены 62 вида базидиальных дереворазрушающих грибов из 42 родов (табл. 1). Среди них 3 вида внесены в Красную книгу Республики Карелия (2007) и 7 видов являются индикаторными для старовозрастных (высоковозрастных) и девственных таежных лесов (Kotiranta, Niemelä, 1996).

Основная часть выявленных видов грибов вызывает белую гниль древесины (53 вида, или 83 %) и 9 видов (или 15 %) – бурую гниль. По морфологии плодового тела 12 видов относятся к полипоровым грибам (с трубчатым гименофором), 49 видов – к кортициевым (с распростертым гименофором) и 1 вид – к агариковым (с пластинчатым гименофором).

На относительно свежем валеже (с давностью отпада от 0 до 9 лет 1 класса разложения) отмечены 16 видов дереворазрушающих грибов, среди которых *Crustoderma dryinum*, *Phaeolus schweinitzii*, являющиеся индикаторными видами старовозрастных лесов, и *Peniophora septentrionalis*, занесенный в Красную книгу Республики Карелия (2007). Также встречаются *Amphinema byssoides*, *Aphanobasidium pseudotsugae*, *Botryobasidium subcoronatum*, *Coniophora arida*, *C. olivaceae*, *Fomitopsis pinicola*, *Leptosporomices galzinii*, *Pseudochaete tabacina*, *Resinicium furfuraceum*, *Stereum sangiunolentum*, *Tomentella terrestris*, *Trichaptum abietinum*, *T. fuscoviolaceum*.

На среднеразложившихся стволах (с давностью отпада, варьирующей от 12 до 48 лет 1–4 классов разложения), выявлены 42 вида, в том числе индикаторные виды – *Anomoporia bombycina*, *Fomitopsis rosea*, *Postia guttulata*, *Postia sericeomollis*. Продолжают развиваться виды, которые заселились раньше – *Amphinema byssoides*, *Aphanobasidium pseudotsugae*, *Coniophora arida*, *C. olivacea*, *Fomitopsis pinicola*, *Leptosporomices galzinii*, *Resinicium furfuraceum*, *Tomentella terrestris*, *Trichaptum abietinum*, *T. fuscoviolaceum*. Дополнительно появляются *Amylocorticium suaveolens*, *Amylostereum chailletii*, *Athelia decipiens*, *Boidinia furfuracea*, *Botryobasidium laeve*, *B. medium*, *B. obtusisporum*, *B. subcoronatum*,

*B. vagum*, *Botryohypochnus isabellinus*, *Ceraceomyces serpens*, *Dichostereum boreale*, *Fomitopsis rosea*, *Gloeodontia subasperispora*, *Gloiothele citrina*, *Hymenochaete fuliginosa*, *Ischnoderma benzoinum*, *Phanerochaete laevis*, *Ph. sanguinea*, *Peniophorella praetermissa*, *Piloderma bicolor*, *P. byssinum*, *Suillosporium cystidiatum*, *Tomentella sublilacina*, *Trechispora farinacea*, *Xylodon asperus*, *X. brevisetus*, *Xenasmatella vaga*. Также на стволе этой группы был отмечен *Armillaria mellea*.

На сильно разложившихся стволах (с давностью отпада 64–88 лет 2–5 классов разложения) были отмечены 26 видов, включая индикаторные виды *Junghuhnia collabens* и *Phellinus nigrolimitatus*. Продолжают развиваться виды, которые заселились раньше – *Amphinema byssoides*, *Amylocorticium suaveolens*, *Athelia decipiens*, *Botryobasidium medium*, *B. vagum*, *Coniophora olivacea*, *Ischnoderma benzoinum*, *Leptosporomyces galzinii*, *Resinicium furfura-ceum*, *Tomentella terrestris*, *Xenasmatella vaga*, *Xylodon asperus*. Дополнительно появляются *Athelia cystidiolophora*, *Coronicium gemmiferum*, *Leptosporomyces fuscostratus*, *Phlebia lilascens*,

*Pseudotomentella mucidula*, *P. tristis*, *Resinicium bicolor*, *Sistotrema brinkmannii*, *Suillosporium cystidiatum*, *Tomentella badia*, *T. coerulea*, *Trechispora kavinioides*.

На валежных стволах 1 класса разложения отмечено 25 видов, 2 класса – 33 вида, 3 класса – 10 видов, 4 класса – 20 видов, 5 класса – 18 видов. Индикаторные виды развиваются на валеже всех пяти классов разложения.

Стволы по диаметру были разделены на три группы: до 30 см, от 31 до 60 см и более 61 см. На тонких (до 30 см) валежных стволах отмечено 33 вида, на средних (от 31 до 60) – 45 видов, на толстых (более 61 см) – 5 видов.

Наибольшее число видов отмечено на стволах с фрагментированной корой (от 10 до 90 %), а наименьшее – со слабым покрытием корой (до 10 %).

На состав сообществ грибов, связанных с лиственничным валежом, влияние оказали следующие его характеристики: давность отмирания дерева, диаметр ствола на высоте 1,3 м, процент покрытия корой (табл. 1, 2, рис.).

Т а б л и ц а 1

# ВСТРЕЧАЕМОСТЬ БАЗИДИАЛЬНЫХ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ НА ИССЛЕДОВАННЫХ ВАЛЕЖНЫХ СТВОЛАХ ЛИСТВЕННИЦЫ

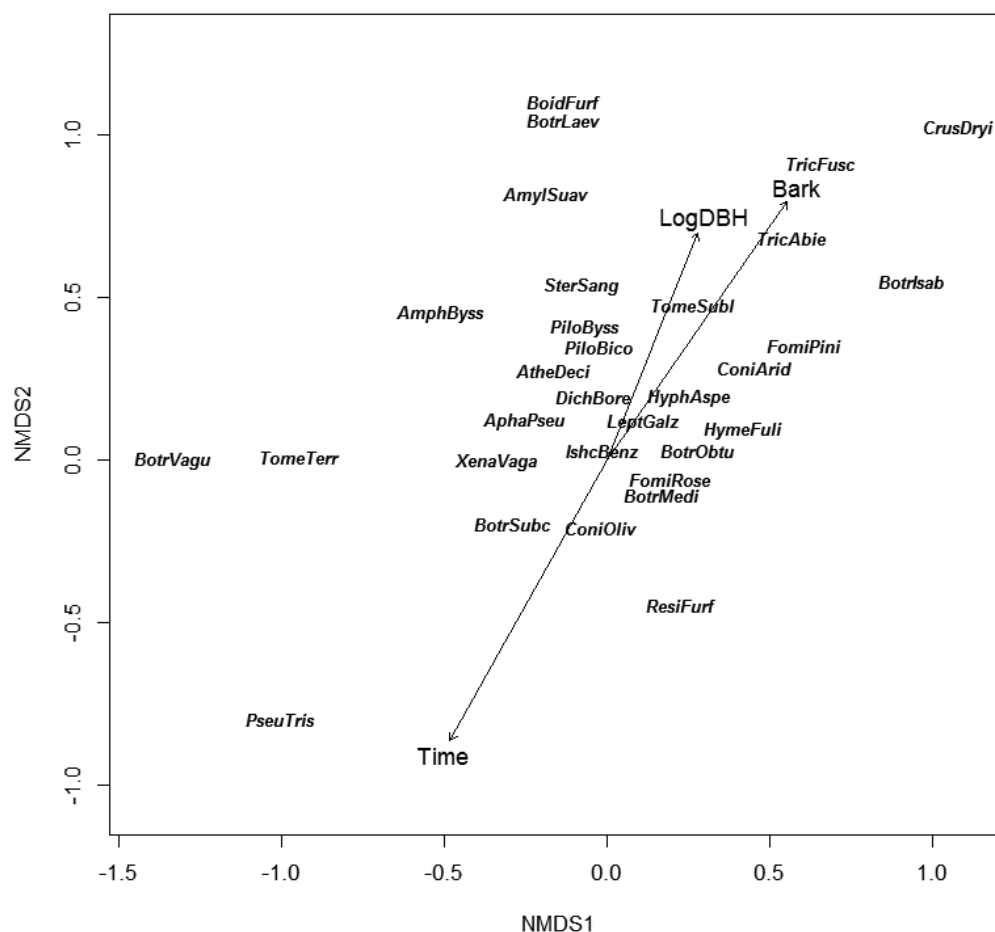
Виды	Сокр.	Частота встречаемости	Морфологические/функциональные группы	TTD	Диаметр, см	Класс разложения	Покрывание корой, %	Тип ксилолиза
<i>Amphinema byssoides</i> (Pers.) J. Erikss.	AmphByss	F	cor / wr	7–84	25–59	1–5	30–90	sap
<i>Amylocorticium suaveolens</i> Parmasto	AmylSuav	R	cor / br	12–66	36–51	1–2	55–100	bio+sap
<i>Amylostereum chailletii</i> (Fr.) Boidin	AmylChai	Rr	cor / wr	13	39	2	85	sap
<i>*Anomoporia bombycina</i> (Fr.) Pouzar	AnomBomb	Rr	pol / br	43	28	4	70	sap
<i>Aphanobasidium pseudosugae</i> (Burt) Boidin et Gilles	AphaPseu	F	cor / wr	8–46	26–59	1–3	30–100	bio+sap
<i>Armillaria mellea</i> (Vahl : Fr.) Kumm. s.str.	Armi	Rr	aga / wr	36	56	2	100	sap
<i>Athelia cystidiolophora</i> Parmasto	AtheCyst	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>A. decipiens</i> (Hohn. et Litsch.) J. Erikss.	AtheDeci	R	cor / wr	22–84	22–36	2–5	55–70	bio+sap
<i>Boidinia furfuracea</i> (Bres.) Stalpers et Hjortstam	BoidFurf	R	cor / wr	13–34	39–47	2	85–90	sap
<i>Botryobasidium laeve</i> (J. Erikss.) Parmasto	BotrLaev	R	cor / wr	13–35	39–47	2	85–90	sap
<i>B. medium</i> J. Erikss.	BotrMedi	R	cor / wr	27–84	25–57	2, 5	40–70	sap
<i>B. obtusisporum</i> J. Erikss.	BotrObtu	R	cor / wr	22–27	22–29	2, 4	65–70	sap

<i>B. subcoronatum</i> (Höhn. et Litsch.) Donk	BotrSubc	R	cor / wr	9–42	26–41	1–4	70–90	bio+sap
<i>B. vagum</i> (Berk. et M.A. Curtis) D.P. Rogers	BotrVagu	R	cor / wr	21–84	21–41	2, 4	5–85	sap
<i>Botryohypochnus isabellinus</i> (Fr.) J. Erikss.	BotrIsab	R	cor / wr	35–37	51–56	1–2	90–100	sap
<i>Ceraceomyces serpens</i> (Tode) Ginns	CeraSerp	Rr	cor / wr	46	38	3	30	sap
<i>Coniophora arida</i> (Fr.) P. Karst.	ConiArid	R	cor / br	6–35	22–51	1, 4	65–100	bio+sap
<i>C. olivacea</i> (Fr. : Fr.) P. Karst.	ConiOliv	C	cor / br	9–88	22–57	1–5	30–90	bio+sap
<i>Coronicium gemmiferum</i> (Bourdot et Galzin) J. Erikss. et Ryvar den	CoroGemm	Rr	cor / wr	84	41	4	5	sap
* <i>Crustoderma dryinum</i> (Berk. et M.A. Curtis) Parmasto	CrusDryi	Rr	cor / wr	6	45	1	100	sap
<i>Dichostereum boreale</i> Pouzar	DichBore	R	cor / wr	21–48	26–51	1, 2	85–90	sap
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw. : Fr.) P. Karst.	FomePini	C	pol / br	6–48	22–65	1–4	40–100	bio+sap
* <i>F. rosea</i> (Alb. et Schwein. : Fr.) P. Karst.	FomeRose	R	pol / br	22–42	22–29	2–4	70	sap
<i>Gloeodontia subasperispora</i> (Litsch.) E. Larss. et K.H. Larss.	GleoSuba	Rr	cor / wr	46	38	3	30	sap
<i>Gloiothele citrina</i> (Pers.) Ginns et G.W. Freeman	GloeCitr	Rr	cor / wr	36	56	2	100	sap
<i>Hymenochaete fuliginosa</i> (Pers.) Lév.	HymeFuli	Rr	cor / wr	22	22	4	65	sap
<i>Hyphodontia alutaria</i> (Burt) J. Erikss.	HyphAlut	Rr	cor / wr	42	28	4	70	sap
<i>Ischnoderma benzoinum</i> (Wahlenb.) P. Karst.	IschBenz	R	pol / wr	12–84	25–45	1–5	45–100	bio+sap
* <i>Junghuhniacolibens</i> (Fr.) Ryvar den	JungColl	Rr	pol / wr	84	25	5	70	sap
<i>Leptosporomyces fuscostratus</i> (Burt) Hjortstam	LeptFusc	R	cor / wr	66–84	25–36	2–5	55–70	bio+sap
<i>L. galzinii</i> (Bourdot) Jülich	LeptGalz	C	cor / wr	8–84	25–65	1–5	30–100	bio+sap
<i>Peniophora septentrionalis</i> Laurila	PeniSept	Rr	cor / wr	8	65	1	100	bio+sap
<i>Peniophorella praetermissa</i> (P. Karst.) K.H. Larss. [= <i>Hyphoderma praetermissum</i> (P. Karst.) J. Erikss. et A. Strid]	PeniPrae	Rr	cor / wr	35	51	1	90	sap
* <i>Phaeolus schweinitzii</i> (Fr.) Pat.	PhaeSchw	Rr	pol / br	9	34	1	100	bio+sap
<i>Phanerochaete laevis</i> (Fr.) J. Erikss. et Ryvar den	PhanLaev	Rr	cor / wr	34	47	2	90	sap
<i>Ph. sanguinea</i> (Fr.) Pouzar [= <i>Atheliachaete sanguinea</i> (Fr.) Spirin et Zmitr.]	PhanSang	Rr	cor / wr	35	51	1	90	sap
* <i>Phellinus nigrolimitatus</i> (Romell) Bourdot et Galzin	PhelNigr	Rr	pol / wr	84	41	4	5	sap
<i>Phlebia lilascens</i> (Bourdot) J. Erikss. et Hjortstam	PhleLila	Rr	cor / wr	66	36	2	55	bio+sap

Виды	Сокр.	Частота встречаемости	Морфологические/функциональные группы	TTD	Диаметр, см	Класс разложения	Покровие корой, %	Тип ксилолиза
<i>Piloderma bicolor</i> (Peck) Jülich	PiloBico	R	cor / wr	21–34	26–57	2	40–90	sap
<i>P. byssinum</i> (P. Karst.) Jülich	PiloByss	R	cor / wr	34–40	47–57	1–3	65–90	sap
* <i>Postia guttulata</i> (Sacc.) Jülich	PostGutt	Rr	pol / br	35	51	1	90	sap
<i>P. sericeomollis</i> (Romell) Jülich	PostSeri	Rr	pol / br	21	26	2	85	sap
<i>Pseudochaete tabacina</i> (Sowerby) T. Wagner et M. Fisch. [= <i>Hymenochaete tabacina</i> (Fr.) Lév.]	PseuTaba	Rr	cor / wr	9	34	1	100	bio+sap
<i>Pseudotomentella mucidula</i> (P. Karst.) Svrček	PseuMuci	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>P. tristis</i> (P. Karst.) M.J. Larsen	PseuTris	R	cor / wr	81–88	25–30	5	50–65	sap
<i>Resinicium bicolor</i> (Alb. et Schwein. : Fr.) Parmasto	ResiBico	R	cor / wr	64	14	2	65	sap
<i>R. furfuraceum</i> (Bres.) Parmasto	ResiFurf	C	cor / wr	9–74	14–57	1–4	30–90	bio+sap
<i>Sistotrema brinkmannii</i> (Bres.) J. Erikss.	SistBrin	Rr	cor / wr	67	36	2	55	bio+sap
<i>Stereum sanguinolentum</i> (Alb. et Schwein. : Fr.) Fr.	SterSang	R	cor / wr	7–8	59–65	1	90–100	bio+sap
<i>Suillosporium cystidiatum</i> (D.P. Rogers) Pouzar	SuilCyst	Rr	cor / wr	64	45	2	75	sap
<i>Tomentella badia</i> (Link) Stalpers	TomeBadi	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>T. coerulea</i> Höhn. et Litsch.	TomeCoer	Rr	cor / wr	84	25	5	70	sap
<i>T. ferruginea</i> (Pers.) Pat.	TomeFerr	Rr	cor / wr	22	22	4	65	sap
<i>T. sublilacina</i> (Ellis et Holw.) Wakef.	TomeSubl	R	cor / wr	34–48	43–47	2	45–90	sap
<i>T. terrestris</i> (Berk. et Broome) M.J. Larsen	TomeTerr	F	cor / wr	8–84	25–59	1–5	5–90	sap
<i>Trechispora farinacea</i> (Pers.) Liberta	TrecFari	Rr	cor / wr	22	22	4	65	sap
<i>T. kavinioides</i> B. de Vries	TrecKavi	Rr	cor / wr	88	25	5	65	sap
<i>Trichaptum abietinum</i> (Pers. : Fr.) Ryvarden	TricAbie	R	pol / wr	8–35	45–65	1	90–100	bio+sap
<i>T. fuscoviolaceum</i> (Ehrenb. : Fr.) Ryvarden	TricFusc	R	pol / wr	6–35	45–51	1	90–100	sap
<i>Xenasmateella vaga</i> (Fr.) Stalpers	XenaVaga	F	pol / wr	21–84	25–51	1–5	50–90	sap
<i>Xylodon asperus</i> (Fr.) Hjortstam et Ryvarden [= <i>Hyphodontia aspera</i> (Fr.) J. Erikss.]	XyloAspe	R	cor / wr	64–67	36–45	2	55–75	bio+sap
<i>X. brevisetus</i> (P. Karst.) Hjortstam et Ryvarden [= <i>Hyphodontia breviseta</i> (P. Karst.) J. Erikss.]	XyloBrev	Rr	cor / wr	46	38	3	30	sap

П р и м е ч а н и е. Названия видов приведены в соответствии с международной базой данных *Index Fungorum* (2018). Звездочкой (\*) отмечены индикаторные виды (по: Niemelä, 2016), жирным шрифтом – виды, внесенные в Красную книгу Республики Карелия (2007). Встречаемость: Rr (1 находка) – очень редко, R (2–4 находки) – редко, F (5–7 находок) – нередко, C (> 8 находок) – очень часто. Морфологические группы: cor – кортициоидные, aga – агарикиоидные, pol – полипоровые. Функциональные группы: wr – грибы, вызывающие белую гниль, br – вызывающие бурую гниль. TTD – давность отпада (лет). Тип ксилолиза: bio – биотрофный, sap – сапротрофный.





Многомерное шкалирование (NMDS ординация) сообществ дереворазрушающих грибов, основанное на присутствии/отсутствии видов на валежном стволе. Векторы для значимых переменных: давность с момента отмирания (Time), степень покрытия ствола корой (Bark) и диаметр стволов (DBH) показаны на ординационной диаграмме

Т а б л и ц а 2

**КОЭФФИЦИЕНТ ДЕТЕРМИНАЦИИ ( $R^2$ ) И ЕГО ЗНАЧИМОСТЬ (P) ДЛЯ ФАКТОРОВ (ВЕКТОРОВ) В ОРДИНАЦИОННОМ ПРОСТРАНСТВЕ**

Векторные переменные	$r^2$	p
Давность отпада (time)	<b>0,420</b>	0,003
Покрытие корой (bark)	<b>0,404</b>	0,002
Диаметр ствола (LogDBH)	<b>0,243</b>	0,035
Класс разложения	<b>0,513</b>	0,001
Тип ксилотолиза	0,039	0,343

П р и м е ч а н и е. Значения  $r^2$ , значимые на уровне  $p < 0,05$ , отмечены жирным шрифтом.

Результаты исследования видового состава грибных сообществ, связанных с листовенницей, не подтвердили нашу гипотезу о различиях в последовательных траекториях с биотрофным и сапротрофным этапом начала разложения. Ранее в экспериментальных полевых исследованиях была

показана зависимость состава сообществ сапротрофных грибов от первоначально инокулированных видов грибов (Lindner et al., 2011; Ottosson et al., 2014). Возможное снижение воздействия первоначального вида-колонизатора с течением времени (Cline, Zak, 2015) может частично объяснить то, что мы не зафиксировали разницу в столь длительном временном промежутке.

Мы не имели возможности получить данные о нулевой точке отсчета разложения стволов и, следовательно, не имели возможности проверить эффект приоритета.

В нашем случае у основных биотрофов, например *Porodaedalea laricis*, после отмирания дерева начинается «новая» последовательность смены видов. Мы не обнаружили плодовые тела факультативных биотрофов, таких, как *Fomitopsis pinicola*, на живых деревьях, что говорит о том, что в районе исследований этот вид действует в основном как сапротроф. Тем не менее дальнейшие исследования, в которых сравниваются сооб-

щества дереворазрушающих грибов с различными биотрофными и сапротрофными свойствами и разным периодом времени их развития в живом дереве в различных географических широтах (Hiscox et al., 2016), необходимы для полного понимания последовательностей смены видов грибных сообществ в связи с разложением древесины лиственницы.

С точки зрения сохранения биологического разнообразия наши результаты демонстрируют важность наличия валежа лиственницы всех возрастов.

### Заключение

Валеж лиственницы способен в течение многих десятков лет поддерживать разнообразие видов дереворазрушающих грибов и представляет собой важный ресурс для находящихся под угрозой исчезновения видов полипоровых и кортициоидных грибов. Разработка методик определения скорости разложения в структуре живого дерева, происхождение и распределение корневых, сердцевинных и стволовых гнилей в стволе дерева, а также роль грибных сообществ в разложении лиственницы составляют задачи для будущих исследований.

Проведенные исследования существенно дополнили сведения о видовом разнообразии базидиальных дереворазрушающих грибов, ассоциированных с валежом лиственницы в регионе. Всего в Республике Карелия на древесине лиственницы в настоящее время зарегистрировано 65 видов афиллофоровых грибов. Выявленные виды составляют около 25 % от числа известных для НП «Водлозерский» афиллофоровых грибов, в котором отмечено 244 вида грибов данной группы (Предтеченская, Руоколайнен, 2014; Руоколайнен, Коткова, 2016а, б, 2017, 2018).

*Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса) и при финансовой поддержке РНФ (грант № 15–14–10023–МКН). Работа В. М. Котковой поддержана Программой фундаментальных исследований РАН 1.2.41 (проект «Биологическое разнообразие и динамика растительного мира России»).*

### ЛИТЕРАТУРА

Ананьев В. А., Раевский Б. В. Методическое пособие по организации и ведению лесного мониторинга

на особо охраняемых природных территориях северо-запада России (на примере НП «Водлозерский»). Петрозаводск, 2010. 47 с.

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 208 с.

Ежов О. Н. Афиллофоровые грибы минорных субстратов в Архангельской области // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 9-й междунар. конф. (Минск, 19–24 октября 2015 г.). Минск – Москва – Петрозаводск. 2015. С. 79–82.

Кищенко И. Т. Лиственница сибирская на западной границе ареала // Принципы экологии. 2015. Т. 4, № 2. С. 61–73. DOI: 10.15393/j1.art.2015.4142.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Крутов В. И., Шубин В. И., Предтеченская О. О. и др. Грибы и насекомые – консорты лесообразующих древесных пород Карелии. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. 216 с.

Назарова Л. Е. Изменение основных характеристик климата карельской части Национального парка «Водлозерский» // Водлозерские чтения: естественнонаучные и гуманитарные основы природоохранной, научной и просветительской деятельности на охраняемых природных территориях русского Севера. Петрозаводск, 2006. С. 27–30.

Орлова Л. В. Конспект дикорастущих и некоторых интродуцированных видов рода *Larix* Mill. (Pinaceae) флоры восточной Европы // Новости систематики высших растений. 2011. Т. 43. С. 5–19.

Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В. Грибы НП «Водлозерский» (Республика Карелия) // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 4. Москва – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2014. С. 76–88.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*) // Труды КарНЦ РАН. 2016а. № 3. С. 90–96. DOI: 10.17076/bg190.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*). II // Труды КарНЦ РАН. 2016б. № 7. С. 93–99. DOI: 10.17076/bg277.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*). III // Труды КарНЦ РАН. 2017. № 6. С. 89–94. DOI: 10.17076/bg553.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые сведения об афиллофоровых грибах (*Basidiomycota*) Национального парка «Водлозерский» // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 8. С. 126–131.

Стороженко В. Г. Древесный отпад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.

Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в ельниках средней подзоны тайги // Труды СПбНИИЛХ. СПб., 1999. Вып. 1. С. 17–24. DOI: 10.17076/bg745.

- Abaimov A., Lesinski J., Martinsson O., Milyutin L.* Variability and ecology of Siberian larch species. Swedish Univ. Agr. Sci. Report. 1998. Vol. 43. P. 1–123.
- Bernicchia A.* *Polyporaceae* s.l. *Fungi Europaei* 10. Edizioni Candusso, Alassio, Italy. 2005. 806 p.
- Bernicchia A., Gorjón S. P.* *Corticiaceae* s.l. *Fungi Europaei* 12. Edizioni Candusso, Alassio, Italy. 2010. 1008 p.
- Cline L. C., Zak D. R.* Initial colonization, community assembly, and ecosystem function: fungal colonist traits and litter biochemistry mediate decay rate // *Mol. Ecol.* 2015. Vol. 24. P. 5045–5058.
- Dynesius M., Jonsson B. G.* Dating uprooted trees: comparison and application of eight methods in a boreal forest // *Can. J. For. Res.* 1991. Vol. 21. P. 655–665.
- Fukami T., Dickie I. A., Wilkie J. P. et al.* Assembly history dictates ecosystem functioning: evidence from wood decomposer communities // *Ecol. Lett.* 2010. 13. P. 675–684.
- Hiscox J., Savoury M., Johnston S. R. et al.* Location, location, location: priority effects in wood decay communities may vary between sites // *Environ. Microbiol.* 2016. 18. P. 1954–1969.
- Index Fungorum*, 2018. CABIDatabase.<http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 18.11.2018)
- Kotiranta H., Niemelä T.* *Uhanalaiset käävät Suomessa*. Helsinki, 1996. 184 p.
- Lindner D. L., Vasaitis R., Kubartova A. et al.* Initial fungal colonizer affects mass loss and fungal community development in *Picea abies* logs 6 years after inoculation // *Fungal Ecol.* 2011. 4. P. 449–460.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Kindt R. et al.* *Community ecology package “vegan”* 2013 (R Development Core Team, 2013).
- Ottosson E., Norden J., Dahlberg A. et al.* Species associations during the succession of wood-inhabiting fungal communities // *Fungal Ecol.* 2014. 11. P. 17–28.
- R Core Team*, 2015. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>

---

---

## ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИЕ ГРИБЫ И ГНИЛЕВЫЕ ФАУТЫ СПЕЛЫХ И ПЕРЕСТОЙНЫХ ДУБРАВ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСА (ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В. Г. Стороженко<sup>1</sup>, П. А. Чеботарёв<sup>1</sup>, В. М. Коткова<sup>2</sup>, В. В. Чеботарёва<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Институт лесоведения РАН; <sup>2</sup> Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, [lesoved@mail.ru](mailto:lesoved@mail.ru)

### Введение

Теллермановский лесной массив – это уникальный природный комплекс с сохранившимися на небольших площадях остатками коренных дубовых лесов XVIII в., еще с послепетровских времен.

Понятно, что за период более чем в два века при прогрессирующих темпах лесозаготовок в лесодефицитном регионе лесостепи структура лесов претерпела глубочайшие изменения в сторону ухудшения их лесоводственных характеристик: сократились площади древостоев с преобладанием дуба, увеличилось присутствие в составе древостоев доли второстепенных лиственных пород, спутников дуба – ясеня обыкновенного, клена остролистного и полевого, липы сердцевидной, вяза гладкого. Эти теневыносливые породы в сочетании с широколиственными травами, такими, как сныть, создают сплошную теневую среду под пологом сомкнутого леса, препятствуя появлению естественного возобновления светолюбивого дубового подроста. Таким образом, при естественном ходе формирования древостоев на освобождающихся площадях после рубок спелых насаждений вырастают леса без участия в составе дуба.

Мало того, даже в искусственно создаваемых дубовых древостоях, в которых при сложившейся низкой культуре проведения рубок ухода присутствие сопутствующих пород в составе первого яруса значительно, состояние дуба в плотном стоянии сомкнутого древостоя уступает ясеню, клену, липе.

Во многих случаях в регионе лесостепи в лесоводственной практике создания насаждений на вырубках спелых древостоев превалирует метод формирования древостоев из порослевого возобновления дуба. Даже при интенсивном уходе за порослью дуба такой метод не обеспечивает

получения к возрасту главной рубки дубового древостоя. Порослевой дуб значительно уступает семенному по бонитету, устойчивости к болезням и вредителям, конкуренции с другими породами, товарным качествам стволов.

Практикуемый в настоящее время способ возобновления вырубок дубовыми саженцами с закрытой корневой системой приводит к почти полной потере этого возобновления из-за нарушений биологии роста корней саженцев в первые годы их жизни. Таким образом, в недалекой перспективе создаются реальные риски замены ценных дубовых лесов на смешанные лиственные древостои, потери коренных дубовых формаций, деградации генофонда когда-то доминантной в древостоях лесостепи породы, смены экосистемных формаций с деградацией коренного биоразнообразия экосистем.

Всё вышеизложенное следует рассматривать как обоснование актуальности проблемы восстановления дубовых лесов, необходимости разработки системы искусственного воспроизводства дубовых насаждений.

В филиале Института лесоведения РАН Теллермановском опытном лесничестве ведутся обширные исследования процессов деградации дуба и трансформации ценных дубовых лесов в менее ценные лиственные древостои. Одним из этапов этих исследований является изучение роли биогенных факторов в ослаблении деревьев дуба и в смене породного состава древостоев.

Важнейшей гетеротрофной структурой, осуществляющей ослабление дубовых деревьев, способствующей снижению их жизнеспособности, утрате механической прочности стволов, потере хозяйственной ценности древесины деревьев и древостоев в целом, являются гнилевые фауны корней, стволов и ветвей, вызываемые дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса.



Дереворазрушающие грибы широко представлены в древостоях лесов дубовых формаций на дубе и сопутствующих ему породах значительной по числу видов группой грибов биотрофного комплекса, поражающих живые деревья, и еще более обширной группой грибов ксилотрофного комплекса, разлагающих древесный отпад. Многие виды грибов биотрофного комплекса (за малым исключением) могут проявлять факультативные свойства по отношению как к живым деревьям, так и к древесному отпаду.

В 50-х годах прошлого века обширные исследования по изучению фитопатологического состояния дубрав Теллермановского леса проведены выдающимся фитопатологом А. Т. Вакиным (1954). В основном свои исследования он посвятил изучению состава важнейших видов дереворазрушающих грибов дуба и сопутствующих ему пород, расположению гнилей от этих возбудителей в стволах деревьев разных пород, описанию различных фаутов стволов, пораженности деревьев отдельными видами грибов, смене видов грибных организмов в процессе гниения древесины. Несколько позднее значительные исследования видового состава грибов различных таксономических групп проведены Н. А. Черемисиновым (1973).

По прошествии более 60 лет нами предпринята попытка дополнить некоторые позиции исследований А. Т. Вакина, включив в наши разработки сведения об объемных характеристиках гнилевых фаутов стволов деревьев, их влиянии на ослабление деревьев, выходе древесины различных сортов из пораженных гнилями стволов. Обширные исследования проведены по определению состава видов дереворазрушающих грибов различных трофических групп – биотрофов, поражающих живые деревья основных лесобразующих пород Теллермана, ксилотрофов, разлагающих древесный отпад, факультативных видов, способных развиваться как на живых деревьях, так и на древесном отпаде.

Значительная часть определенных в Теллермане видов грибов вошла составной частью в «Атлас – определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины» (2016). В атласе представлены 158 видов дереворазрушающих грибов, описаны макроструктуры их плодовых тел, экологические особенности их роста. Микологические исследования сопровождаются лесоводственно-фитопатологическими, связанными с изучением деградиционных и трансформационных процессов в дубравах лесостепи.

Изучаются гнилевые фауты в спелых и перестойных древостоях у деревьев дуба и других сопутствующих ему пород в смешанных с дубом лиственных древостоях. Именно в этих возрастных группах древостоев наиболее показательно можно проследить участие дереворазрушающих грибов как одного из биогенных эндогенных факторов. Эти факторы, связанные с деградиционными процессами в дубовых древостоях и с трансформацией дубовых лесов в лиственные формации без участия дуба в составе насаждений, участвуют в процессах ослабления деревьев и древостоев в зоне лесостепи.

Единственно возможным способом получения достоверных данных при достижении поставленных целей является проведение опытных рубок и промер гнилей в стволах деревьев при их раскряжке.

### Материалы и методы

Состав видов дереворазрушающих грибов определялся по плодовым телам, обнаруженным на стволах живых деревьев (биотрофы), и на древесном отпаде разных стадий разложения (ксилотрофы) на всех древесных породах Теллермана. Проводилось описание макроскопических признаков карпофоров – формы и величины, плодового тела, окраски поверхности и гименофора, консистенции, текстуры, сроков функционирования, формы края, вида гименофора и величины и вида пор, расположения на стволах деревьев или на валеже. Плодовые тела высушивались в термостатах в день сбора, этикетировались и, если возникали трудности с определением вида на месте, передавались в лабораторию микологии БИН, где идентифицировались с применением новейших изданий *Index Fungorum*.

Появление и развитие гнилевых фаутов в деревьях основных лесобразующих пород лесостепи, их линейные характеристики, объемы гнилей и показатели выхода различных сортиментов при их раскряжке нагляднее всего изучать в древостоях, предназначенных к рубкам главного пользования, т. е. в спелых и перестойных насаждениях.

Для проведения опытных рубок лесных насаждений выбраны наиболее типичные участки дубравы снытьевой, нагорной. В качестве пробных приняты площади сплошных опытных рубок спелых и перестойных древостоев естественного происхождения.

1. Древостой спелого возраста, сформировавшийся естественным путем на площади сплошной вырубki лесных насаждений между 1878 и 1883 гг. в кв. 7, выд. 1 площадью 21 га. По данным лесоустройства 1938 г. (Таксационное описание..., 1938), насаждение, предшествующее рубке, имело состав по массе первого яруса 5ДЗЛп2Яс+Кл и второго яруса 5Лп4Кл1Ил. По данным ревизии лесоустройства 2012 г. (Проект освоения лесов, 2012), древостой, сформировавшийся на вырубке, проведенной в XIX в., имеет состав 4Яс3Лп2Д1Кл, возраст 125 лет, и намечен под группово-выборочную рубку, причем площадь одной группы рубки (т. е. фактически сплошной вырубki) составила 0,5 га. Тип условий местопрорастания – дубрава снытьевая, полнота 0,8, I бонитет, почва темно-серые суглинки, рельеф возвышенный, ровный. В делянке с марта 2014 по декабрь 2015 г. была проведена группово-выборочная рубка на площади 0,5 га.

2. Древостой перестойного возраста естественного происхождения, оставшийся еще с послепетровских времен (80-е годы XVIII в.), средний возраст деревьев дуба – 236 лет, почва – темно-серые суглинки, рельеф ровный. Делянка площадью 0,4 га в кв. 27, выд. 20 в типе условий местопрорастания дубрава снытьевая, состава 5Дн2Кло2Лп1Яо, полнота 0,6, II бонитета. В делянке в октябре – декабре 2014 г. была проведена чересполосная рубка.

На площади делянок до рубки проводился сплошной пере́чет естественного возобновления всех пород по квадратам 10 x 10 м, определялись категории состояния всех лесообразующих пород (Правила..., 2013). В процессе рубки были измерены диаметры деревьев на 1,3 м, вычислены объемы стволов (Сортиментные и товарные таблицы..., 1987). Стволы деревьев раскряже-

вывались через 0,25–3,0 м по их длине вплоть до выклинивания 3-й стадии гнили. В учет гнилевых фаутов входила древесина, имеющая гнили 3-й и 4-й стадий, не имеющая статус деловой и относящаяся к дровяной древесине. Древесина, пораженная гнилями 1-й и 2-й стадий, в некоторых случаях может быть отнесена к деловой. На каждом отрезке измерялись линейные параметры гнили на торцах по их диаметрам в стволах на высоте откряжевки начиная с комлевой части стволов. Объемы собственно гнилей вычислялись по формуле объема конуса. Виды дереворазрушающих грибов биотрофного комплекса, вызвавших гнили стволов, и грибов ксилотрофного комплекса, разлагающих древесный отпад, определялись по плодовым телам на стволах живых деревьев и валежа, а также по типу вызываемой ими гнили – коррозионные и деструктивные. К комлевому поражению относились гнили, располагающиеся до высоты 3,5 м от шейки корня ствола, стволовым – выше данной отметки.

## Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований в древостоях Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН выявлено 97 видов базидиальных дереворазрушающих грибов (Атлас – определитель..., 2016), из которых 25 % можно отнести к грибам, обладающим в разной мере выраженными биотрофными свойствами и способными вызывать гнилевое поражение деревьев, и 75 % – к грибам с сапротрофными свойствами, поселяющимися только на древесном отпаде различных пород. Перечень базидиальных дереворазрушающих грибов, выявленных в настоящее время на территории Теллермановского леса, представлен в табл. 1.

Т а б л и ц а 1

### БАЗИДАЛЬНЫЕ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИЕ ГРИБЫ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ЛЕСА И ИХ СУБСТРАТНАЯ ПРИУРОЧЕННОСТЬ

Виды	Трофическая группа	Тип гнили	Субстрат
<i>Antrodia pulvinascens</i> (Pilát) Niemelä	С	Дестр.	Ос
<i>Antrodiella mentschulensis</i> (Pilát ex Pilát) Ryvarden [= <i>Frantisekia mentschulensis</i> (Pilát ex Pilát) Spirin]	С	Корр.	Д
<i>A. semisupina</i> (Berk. et Curtis) Ryvarden	С	Корр.	Д, Ос, Б, Кл
<i>Aporpium caryae</i> (Schwein.) Teixeira et D.P. Rogers [= <i>Elmerina caryae</i> (Schwein.) D.A. Reid]	С	Корр.	Д
<i>Armillaria mellea</i> s.l. (вкл. <i>A. borealis</i> Marxm. et Korhonen, <i>A. gallica</i> Marxm. et Korhonen)	Ф-С	Корр.	Б, Д, Лп, Кл, Ос, Я

<i>Athelia epiphylla</i> Pers.	С	Корр.	Д
<i>Auricularia mesenterica</i> (Dicks.) Pers.	С	Корр.	Д, Лп, Яс
<i>Bjerkandera adusta</i> (Willd.) P. Karst. [= <i>Polystictus adustus</i> (Willd.) Fr.]	С	Корр.	Б, ВЗ, Д, Кл, Лп, Ос
<i>B. fumosa</i> (Pers.) P. Karst.	С	Корр.	Д, Лп
<i>Byssomerulius corium</i> (Pers.) Parmasto [= <i>Meruliopsis corium</i> (Pers.) Ginns]	С	Дестр.	Лп
<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.) Murrill [= <i>Daedalea unicolor</i> (Bull.) Fr.]	С	Корр.	Б, Ос
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.) Pouzar [= <i>Stereum purpureum</i> Fr.]	С	Корр.	Б
<i>Cristinia helvetica</i> (Pers.) Parmasto	С	Корр.	Лп
<i>Coprinus micaceus</i> (Bull.) Fr.	С		Д
<i>Corticium roseum</i> Pers.	С	Корр.	Д
<i>Daedalea quercina</i> (L.) Pers.	Ф-С	Дестр.	Д
<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton) J. Schröt.	С	Корр.	Кл
<i>Datronia mollis</i> (Sommerf.) Donk [= <i>Antrodia mollis</i> Sommerf.]	С	Корр.	Ос, Б
<i>D. stereoides</i> (Fr. : Fr.) Ryvarden	С	Корр.	Кл, Яс, Д, Б
<i>Fistulina hepatica</i> Schaeff.	Ф-С	Дестр.	Д
<i>Fomes fomentarius</i> (L.) Fr.	Ф-С	Корр.	Б, Д, Кл, Лп, Ос
<i>Fomitopsis pinicola</i> (Sw.) P. Karst. [= <i>Fomes pinicola</i> Fr.]	Ф-П	Дестр.	Б, Д, Ос
<i>Ganoderma applanatum</i> (Pers.) Pat.	Ф-П	Корр.	Б, Д, Ос
<i>G. resinaceum</i> Boud.	Ф-П	Корр.	Д, Кл, Лп
<i>Gloeoporus dichrous</i> (Fr.) Bres.	С	Корр.	Д, Кл
<i>Gloeophyllum trabeum</i> (Pers.) Murrill	С	Дестр.	Д, Ос
<i>Gymnopus dryophilus</i> (Bull.) Murrill [= <i>Collybia dryophila</i> (Bull.) P. Kumm]	С		Д
<i>Hapalopilus croceus</i> (Pers.) Donk [= <i>Aurantiporus croceus</i> (Pers.) Murrill]	Ф-С	Корр.	Д
<i>H. nidulans</i> (Fr.) P. Karst.	С	Корр.	Д, Лп
<i>Haploporus odoratus</i> (Sommerf.) Bondartsev et Singer	Ф-П	Корр.	Лп, ВЗ
<i>Hericium coralloides</i> (Scop.) Pers.	С	Корр.	Д
<i>Hymenochaete corrugata</i> (Fr.) Lév.	С	Корр.	ВЗ
<i>H. cinnamomea</i> (Pers.) Bres.	С	Корр.	Лп
<i>H. rubiginosa</i> (Dicks.) Lév.	С	Корр.	Д
<i>H. tabacina</i> (Sowerby) Lév.	С	Корр.	Д
<i>Hyphodontia quercina</i> (Pers.) J. Erikss.	С	Корр.	ВЗ
<i>H. spathulata</i> (Fr.) Parmasto	С	Корр.	Д, Кл, Яс
<i>Hypholoma fasciculare</i> (Huds.) P. Kumm.	С		Д
<i>H. lateritium</i> (Schaeff.) P. Kumm. [= <i>Hypholoma sublateritium</i> (Fr.) Quél.]	С		Д
<i>Inonotus dryophilus</i> (Berk.) Murrill	Ф-С	Корр.	Д
<i>I. dryadeus</i> (Pers.) Murrill	Ф-С	Корр.	Д
<i>I. obliquus</i> (Pers.) Pilát	Ф-С	Корр.	Б, Ол
<i>I. radiatus</i> (Sowerby) Karst.	С	Корр.	Б, РБ
<i>I. rheades</i> (Pers.) Bondartsev et Singer	С	Корр.	Ос
<i>Irpex lacteus</i> (Fr.) Fr.	Ф-П	Корр.	Д
<i>Kuehneromyces mutabilis</i> (Schaeff.) Singer et A.H. Sm. [= <i>Pholiota mutabilis</i> (Schaeff.) P. Kumm.]	С		Д
<i>Laetiporus sulphureus</i> (Bull.) Murrill [= <i>Polyporus sulphureus</i> (Bull.) Fr.]	Ф-С	Дестр.	Д, Б, Ос, Яс, Кл
<i>Lentinus cyathiformis</i> (Schaeff.) Bres.	С		Д

Виды	Трофическая группа	Тип гнили	Субстрат
<i>Lenzites betulinus</i> (L.) Fr.	С	Корр.	Б
<i>Leptosporomyces septentrionalis</i> (J. Erikss.) Krieg.	С	Корр.	Д
<i>Lycoperdon pyriforme</i> Schaeff.	С		Д
<i>Mycena galericulata</i> (Scop.) Gray	С		Д
<i>M. inclinata</i> (Fr.) Quél.	С		Д
<i>Oxyporus corticola</i> (Fr.) Parm.	С	Корр.	Ос
<i>O. latemarginatus</i> (E.J. Durand et Mont.) Donk	С	Корр.	Кл
<i>O. populinus</i> (Schumach.) Donk	Ф-С	Корр.	Кл
<i>Panellus stipticus</i> (Bull.) P. Karst. [= <i>Panus stipticus</i> (Bull.) Fr.]	С		Б
<i>Phellinus conchatus</i> (Pers.) Quél. [= <i>Phellinopsis conchata</i> (Pers.) Y.C. Dai]	Ф-П	Корр.	И
<i>Ph. ignarius</i> (L.) Quél.	Ф-С	Корр.	И
<i>Ph. punctatus</i> (P. Karst.) Pilát [= <i>Fomitiporia punctata</i> (P. Karst.) Murrill]	Ф-С	Корр.	И, Рб
<i>Ph. robustus</i> (P. Karst.) Bourdot et Galzin [= <i>Fomitiporia robusta</i> (P. Karst.) Fiasson et Niemelä]	Ф-С	Корр.	Д
<i>Ph. tremulae</i> (Bondartsev) Bondartsev et P.N. Borisov	Ф-С	Корр.	Ос
<i>Phlebia rufa</i> (Pers.) M.P. Christ.	С	Корр.	Д, Кл, Лп, Яс
<i>Pholiota adiposa</i> (Batsch) P. Kumm.	С		Д
<i>Ph. squarrosa</i> (Vahl) P. Kumm.	С		Д
<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.) P. Karst. [= <i>Polyporus betulinus</i> Fr.]	Ф-П	Дестр.	Б
<i>Pleurotus ostreatus</i> (Jacq.) P. Kumm.	Ф-П		Лп
<i>Pluteus cervinus</i> (Schaeff.) P. Kumm.	С		Д
<i>Polyporus alveolaris</i> (DC.) Bondartsev et Singer [= <i>Neofavolus alveolaris</i> (DC.) Sotome et T. Hatt.]	С	Корр.	Д
<i>P. badius</i> (Pers.) Schwein. [= <i>Picipes badius</i> (Pers.) Zmitr. et Kovalenko]	С	Корр.	Лп, Ос
<i>P. brumalis</i> Pers. [= <i>Lentinus brumalis</i> (Pers.) Zmitr.]	С	Корр.	Д, Яс
<i>P. melanopus</i> (Pers.) Fr. [= <i>Picipes melanopus</i> (Pers.) Zmitr. et Kovalenko]	С	Корр.	Д
<i>P. squamosus</i> Huds. [= <i>Cerioporus squamosus</i> (Huds.) Quél.]	Ф-П	Корр.	Кл, Д, Яс
<i>Porostereum spadiceum</i> (Pers.) Hjortstam et Ryvarden	С		Лп, Ос, Д
<i>Postia stiptica</i> (Pers.) Jülich [= <i>Oligoporus stipticus</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarden]	С	Дестр.	Д
<i>Psathyrella candolleana</i> (Fr.) Maire	С		Д
<i>Radulomyces molaris</i> (Chaillet ex Fr.) M.P. Christ.	С	Корр.	Д
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.	С	Корр.	Б, Д, Лп, Ос
<i>Schizopora paradoxa</i> (Schr.) Donk	С	Корр.	Д, Лп, Ос
<i>S. flavipora</i> (Cooke) Ryvarden [= <i>Xylodon flaviporus</i> (Berk. et M.A. Curtis ex Cooke) Riebesehl et Langer]	С	Корр.	Д, Лп, Ос
<i>Scytinostromella humifaciens</i> (Burt) G.W. Freeman et R.H. Petersen	С	Корр.	Д
<i>Spongipellis spumeus</i> (Sowerby) Pat. [= <i>Sarcodontia spumea</i> (Sowerby) Spirin]	Ф-С	Корр.	Д, Лп, Кл, Яс
<i>Steccherinum bourdotii</i> Saliba et A. David	С	Корр.	Б, Лп, Ос
<i>S. murashkinskyi</i> (Burt) Maas Geest. [= <i>Metuloidea murashkinskyi</i> (Burt) Miettinen et Spirin]	С	Корр.	Д, Кл, Лп, Ос, Яс
<i>S. robustius</i> (J. Erikss. et S. Lundell) J. Erikss.	С	Корр.	Д
<i>Stereum gausapatum</i> (Fr.) Fr.	С	Корр.	Д
<i>S. hirsutum</i> (Willd.) Gray	С	Корр.	Д, Б



<i>S. rugosum</i> Pers.	Ф-П	Корр.	Д, Б
<i>S. subtomentosum</i> Pouzar	С	Корр.	Д, Лп, Яс
<i>Trametes gibbosa</i> (Pers.) Fr. [= <i>Daedalea gibbosa</i> (Pers.) Pers.]	С	Корр.	Б, Д, Ос
<i>T. hirsuta</i> (Wulfen) Pilát [= <i>Polystictus hirsutus</i> Fr.]	С	Корр.	Б, Лп
<i>T. ochracea</i> (Pers.) Gilb. et Ryvarde [= <i>Polystictus zonatus</i> (Nees) Fr.]	С	Корр.	Б, Ос
<i>T. pubescens</i> (Schumacher) Pilát	С	Корр.	Б, Ос
<i>T. trogii</i> Berk	С	Корр.	Ос
<i>T. versicolor</i> (L.) Pilát [= <i>Polystictus versicolor</i> Fr.]	С	Корр.	Б, Д, Лп, Ос
<i>Trichaptum biforme</i> (Fr.) Ryvarde [= <i>Hirschioporus pergamenus</i> (Fr.) Bondartsev et Singer]	С	Корр.	Б
<i>Tyromyces chioneus</i> (Fr.) P. Karst.	С	Корр.	Б, Д, Кл, Ос
<i>Vuilleminia comedens</i> (Nees) Maire	С	Корр.	Д
<i>Xylobolus frustulatus</i> (Pers.) P. Karst. [= <i>Stereum frustulatum</i> (Pers.) Fr.]	С	Дестр.	Д

Условные обозначения. Трофическая группа: Ф-С – факультативный сапротроф; С – сапротроф; Ф-П – факультативный паразит; тип гнили: Корр. – коррозийная; Дестр. – деструктивная; субстраты: Б – береза (*Betula* spp.), Вяз – вяз (*Ulmus* sp.), Д – дуб (*Quercus robur*), И – ива (*Salix* spp.), Кл – клен (*Acer* spp.), Лп – липа (*Tilia cordata*), Ос – осина (*Populus tremula*), Яс – ясень (*Fraxinus excelsior*).

Понятно, что представленный список видов дереворазрушающих грибов нельзя назвать исчерпывающим для древесных пород Теллермановского леса. При дальнейших исследованиях он будет пополняться. Значительное количество видов дереворазрушающих грибов из представленного списка вошло в состав «Атласа – определителя дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины» (Атлас – определитель..., 2016).

К наиболее часто встречающимся возбудителям, вызывающим коррозионные гнили на дубе и других породах в Теллермановском лесу, относятся *Phellinus robustus* (P. Karst) Bourdot et Galzin – ложный дубовый трутовик; *Inonotus dryadeus* (Pers.: Fr.) Murrill – **инонотус древесный**; *Inonotus dryophilus* (Berk.) Murrill – **инонотус древолюбивый**; *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. – трутовик настоящий; *Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quel. – **трутовик ложный**. Значительно реже можно встретить *Haralopilus croceus* (Pers.: Fr.) Donk – **гапалопилус шафранно-желтый**; *Polyporus squamosus* (Huds.: Fr.) Fr. – **трутовик чешуйчатый**; *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. – плоский трутовик; *Armillaria mellea* (Vahl.: Fr.) Kumm. s. lato – **опенок осенний**. Среди перечисленных видов к грибам явного комлевого и корневого расположения можно отнести лишь *Inonotus dryadeus* и *Armillaria mellea*. Остальные виды могут вызывать гнили разного, но преимущественно стволового и стволово-комлевого расположения.

Все перечисленные виды вызывают гнили эксцентрического расположения по диаметру ствола. Опенок осенний вызывает периферическую гниль преимущественно комлевого расположения, но может подниматься по стволу на значительную высоту.

К наиболее часто встречающимся возбудителям, вызывающим деструктивные гнили на дубе и других породах, относятся *Fistulina hepatica* Schaeff.: Fr. – печеночница обыкновенная; *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill – **серно-желтый трутовик**. Очень редко на сильно ослабленных деревьях или их отмерших частях – *Daedalea quercina* L.: Fr. – дедалия дубовая. *Fistulina hepatica* вызывает в основном комлевые гнили, опускаясь в корни деревьев, *Laetiporus sulphureus* может располагаться на любой высоте по стволу дерева, но чаще вызывать стволовые гнили, опускающиеся в комель и поднимающиеся до высоты крупных ветвей.

Одновременно с микологическими исследованиями проводились исследования лесоводственного и фитопатологического направлений и

Распределение некоторых показателей деревьев в древостоях возрастных групп, принятых под опытные рубки, приводятся в табл. 2.

Анализ табл. 2 показывает, что средние величины количества деревьев и их запасов по всем породам для древостоев спелого и перестойного возраста не на много отличаются друг от друга. Но запас деревьев дуба при их значительно меньшем количестве на 1 га по сравнению с деревьями

**РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ТАКСАЦИОННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СПЕЛЫХ  
И ПЕРЕСТОЙНЫХ ДРЕВОСТОЕВ ТЕЛЛЕРМАНОВСКОГО ОПЫТНОГО ЛЕСНИЧЕСТВА  
ИЛАН РАН В РАСЧЕТЕ НА 1 ГА**

Порода	Группа возраста	Запас	Всего деревьев, шт./га	Присутствие пород в древостое, %	Средний диаметр, см	Средняя высота, м	Количество подроста до рубок, шт./га
Дуб	спелые	163	56	15,5	53,9	30,7	50
	перестойные	262	30	8,1	81,8	34,9	67
Ясень	спелые	112	52	14,4	42,3	30,0	100
	перестойные	20	32	8,6	20,3	20,8	2100
Клен о.	спелые	59	92	25,4	23,0	19,9	5150
	перестойные	103	150	40,5	24,7	18,2	3663
Клен п.	спелые	1	12	3,3	10,8	13,1	20 050
	перестойные	7	48	13,0	14,4	13,3	5967
Липа	спелые	100	146	40,3	26,5	24,1	1400
	перестойные	20	15	4,1	33,3	23,5	200
Вяз	спелые		4	1,1	13,0	13,5	1850
	перестойные	15	95	25,7	10,0	9,8	1233
Итого по насаждению	спелые	435	362	100	28,25	21,8	28 600
	перестойные	427	370	100	30,75	20,1	13 200

остальных пород почти равен суммарной величине запасов этих деревьев. Объясняется этот факт намного превосходящими средними диаметрами деревьев дуба в сравнении с деревьями других пород, достигающими 1,5 м и более по диаметру на высоте груди и, соответственно, значительно большими объемами стволов, приближающимися к 15 м<sup>3</sup>. Показания средних высот деревьев насаждений объясняют вертикальную структуру древостоев – первый ярус составляют деревья дуба и ясеня, второй ярус сложен в основном липой и кленом остролистным, третий – кленом полевым и вязом.

Обращает на себя внимание большое количество подроста сопутствующих пород, особенно клена полевого, по сравнению с количеством подроста дуба, которое превосходит его в спелых древостоях в 572 раза и в перестойных древостоях в 197 раз!

Этот факт дает основание утверждать, что составы формирующихся древостоев будут складываться в основном из широколиственных сопутствующих пород, препятствующих естественному возобновлению светолюбивого дуба.

Перед отводом деревьев в рубку определялось их состояние для дальнейшего изучения влияния гнилей на ослабление деревьев. Для этого использовалась традиционная шкала визуальной оценки состояния деревьев в баллах (Правила..., 2013): 1 – здоровые, 2 – ослабленные, 3 – сильно ослаб-

ленные, 4 – усыхающие, 5 – свежий сухостой, 6 – старый сухостой. На рис. 1 представлены средние показатели состояния (ось ординат) древесных пород (ось абсцисс) на площади рубки спелого и перестойного древостоев.

По средним показателям ослабления древостой перестойного возраста находится в значительно более ослабленном состоянии, чем древостой спелого возраста. На его общую оценку повлияли низкие показатели состояния деревьев дуба первого яруса, деревьев клена полевого и вяза третьего яруса. В наилучшем состоянии находятся деревья ясеня. Деревья других пород также значительно ослаблены.

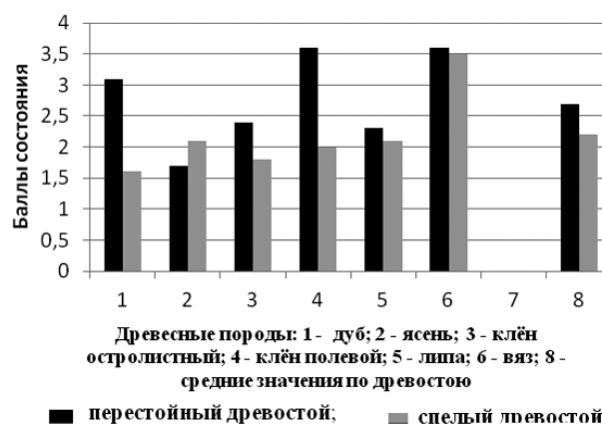


Рис. 1. Средние величины состояния деревьев различных пород на площадях рубок из расчета на 1 га

Древостой спелого возраста расположен вблизи перестойного и испытывает те же абiotические факторы воздействия, что и перестойный древостой. Можно отчетливо видеть, что за период 80–100 лет после наступления возраста спелости, который для дуба наступает в 120–140 лет, состояние всех лесообразующих пород древостоев значительно ухудшается, кроме ясеня, который выходит в первый ярус наравне с дубом и после вывала перестойных дубов придет ему на смену вместе с кленом и в меньшей степени липой.

При этом необходимо иметь в виду, что к факторам ослабления деревьев дуба можно отнести не только, как мы ожидаем, гнилевые фауны стволов и корней деревьев, но и воздействие энтомофитов и различные эдафические факторы (климатические, гидрологические). Значительную роль в ослаблении древостоев оказывают проводящиеся в течение роста древостоев различные лесохозяйственные мероприятия в виде традиционных рубок ухода, сопровождающихся разного рода повреждениями корней и стволов, являющимися воротами для проникновения патогенной микобиоты. Влияние прямого рекреационного воздействия на состояние древостоев, в том числе и выбранных для опытных рубок, в Теллермановском опытном лесничестве исключается. В то же время дуб, клен остролистный и липа в возрасте 130 лет имеют лучшие показатели состояния, чем те же породы в возрасте 230–240 лет.

Основное внимание в нашем исследовании мы уделяем гнилевым фаунам деревьев, вызванным дереворазрушающими грибами биотрофного комплекса, поражающими живые деревья.

В табл. 3 приводятся линейные показатели гнилевого поражения основных лесообразующих пород перестойных и спелых древостоев с разделением объемов гнилей на комлевые и стволовые и на коррозионные и деструктивные. Следует также иметь в виду, что почти все комлевые гнили, как правило, заходят в корни деревьев, а некоторые стволовые гнили опускаются на уровень комлевых и даже корневых.

Из данных табл. 3 следует, что общее количество деревьев в дубраве снытьевой как в спелом, так и в перестойном возрасте в зоне лесостепи – в границах 360–400 шт. на 1 га. Можно предположить, что к возрасту спелости приходит к окончательному завершению процесс формирования пространственной структуры древостоев, породный состав насаждений ста-

билизируется на определенный период времени и далее наступает равновесное состояние лесного сообщества, которое будет нарушаться вывалом деревьев предельных возрастов.

Анализ данных, представленных в табл. 3, позволяет сделать следующие выводы.

### **1. Комлевые гнили**

С увеличением диаметра пней деревьев дуба, клена остролистного, липы, пораженных коррозионными гнилями комля 3–4-й стадий, их количество уменьшается. Диаметр же этих гнилей, наоборот, увеличивается, как и высота их распространения от комлевой части вверх по стволу. В то же время наличие деструктивных гнилей 3–4-й стадии развития в комлевой части стволов, при увеличении диаметров пней у дуба и вяза, во временном промежутке от возраста спелости до перестоя увеличивается. У клена остролистного и полевого, липы мелколистной наблюдается обратная тенденция поражения деструктивными комлевыми гнилями. Ясень, судя по данным табл. 3, до возраста 220–240 лет в условиях нагорной дубравы лесостепной зоны на темно-серых суглинках доживает довольно редко. Это косвенно подтверждают данные средних диаметров пней ясеня, которые в спелом возрасте вдвое превышают диаметры пней в перестойном возрасте. В то же время средняя высота распространения комлевых гнилей к перестойному возрасту у этой породы увеличивается почти втрое – с 1 м в возрасте спелости до 2,6 м в перестойном.

Высота распространения стволовых гнилей от возраста спелости до перестоя за промежуток времени 80–100 лет у дуба увеличивается более чем в 4 раза по коррозионным гнилям ствола – с 5,94 до 27,8 м и более чем в 7 раз по деструктивным гнилям – с 3,08 до 23,7 м.

### **2. Стволовые гнили**

Тенденция увеличения высоты распространения стволовых гнилей за вышеуказанный временной период наблюдается у всех лесообразующих пород. Исключение составляет ясень по указанным причинам при анализе комлевых гнилей. Объем деструктивных гнилей в 2 и более раза больше, чем коррозионных. В комлевой части стволов всех пород объем деструктивных гнилей сохраняет ту же тенденцию увеличения в 2 и более раза, чем коррозионных.

Кроме этого, данные табл. 3 свидетельствуют о том, что коррозионными гнилями (как комлевыми, так и стволовыми) поражаются более крупные деревья всех пород, составляющих древостой. Стоит также отметить, что наряду с дубом в наибольшей

**ЛИНЕЙНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ГНИЛЕЙ 3–4-Й СТАДИЙ В ДРЕВОСТОЯХ СПЕЛОГО И ПЕРЕСТОЙНОГО ВОЗРАСТА, В РАСЧЕТЕ НА 1 ГА**

Порода	Возрастная категория	Всего деревьев на 1 га	Комлевые гнили 3–4-й стадии: коррозионные деструктивные				Стволовые гнили 3–4-й стадии: коррозионные деструктивные				Пораженность деревьев гнилями 3–4-й стадии, %: коррозионные деструктивные	Общая пораженность древостоя, %
			D <sub>п</sub>	D <sub>гн</sub>	L <sub>гн</sub>	N <sub>д</sub>	D <sub>п</sub>	D <sub>гн</sub>	L <sub>гн</sub>	N <sub>д</sub>		
Дуб	спелые	56	0,63 0,69	0,04 0,18	1,76 0,77	8 14	0,6 0,68	0,118 0,084	5,94 3,08	12 40	36 96	96,4
	перестойные	30	1,18 1,08	0,45 0,91	2,0 2,3	5 22	1,17 1,06	0,26 0,41	27,8 23,7	12 30	57 100	100
Ясень	спелые	52	0,56 0,55	0,22 0,18	1,58 1,0	12 18	0,54 0,53	0,11 0,13	4,16 4,96	14 26	50 85	96,1
	перестойные	32	нет 0,31	нет 0,1	нет 2,6	нет 8	0,43 0,34	0,08 0,04	1,3 2,5	8 5	25 41	53,8
Клен о.	спелые	92	0,39 0,33	0,079 0,141	2,16 1,83	10 68	0,37 0,371	0,143 0,084	2,53 3,82	6 34	17 100	82,6
	перестойные	150	0,44 0,47	0,35 0,14	2,4 2,2	8 35	0,63 0,48	0,2 0,16	6,3 8,1	10 40	12 50	50,6
Клен п.	спелые	12	нет 0,19	нет 0,05	нет 1,3	нет 4	нет нет	нет нет	нет нет	нет нет	нет 33	33,3
	перестойные	48	нет 0,34	нет 0,15	нет 3	нет 2	нет 0,22	нет 0,06	нет 3	нет 8	– 21	21,0
Липа	спелые	146	0,35 0,34	0,1 0,1	1,14 1,69	16 84	0,3 0,34	0,12 0,08	9,35 3,86	4 82	14 100	84,9
	перестойные	15	0,51 0,46	0,26 0,16	2,7 3,3	8 2	0,54 0,45	0,29 0,19	16,5 18,0	5 5	87 47	53,3
Вяз	спелые	4	нет нет	нет нет	нет нет	0 0	нет нет	нет нет	нет нет	0 0	0 0	0
	перестойные	95	0,28 0,23	0,1 0,07	3,0 2,74	2 13	нет 0,38	нет 0,12	нет 3,0	нет 5	2 19	18,9
Итого по насаждению	спелые	362	0,48 0,42	0,11 0,13	1,66 1,32	46 188	0,45 0,48	0,12 0,09	5,5 3,93	36 182	23 94,9	65,5
	перестойные	370	0,6 0,48	0,29 0,26	2,5 2,69	23 82	0,69 0,49	0,21 0,16	12,98 9,72	35 93	16 47	49,6

П р и м е ч а н и е. Деревья могут быть одновременно поражены как коррозионными, так и деструктивными гнилями. Условные обозначения: D<sub>п</sub> – средний диаметр пней с гнилями разного типа, см; D<sub>гн</sub> – средние диаметры гнилей разных типов на пнях, см; L<sub>гн</sub> – протяженность гнилей вверх от пня, м; N<sub>д</sub> – количество деревьев с гнилями, шт.

степени поражаются грибами биотрофного комплекса клен остролистный и липа, что согласуется с показателями ослабления этих пород (см. рис. 1).

Воротами проникновения грибной инфекции в стволы и корни деревьев могут служить насекомые, морозобойные разрывы коры на стволах, механические повреждения при ветровалах и буреломах, обрывы корней при сильных ветрах, поздневесенние и раннеосенние заморозки, повреждения копытными и грызунами, загнившие и отмершие сучки и т. д.

Рассчитаны также некоторые объемные показатели запасов заготовленной древесины, объем выхода деловой древесины, отношение

деловой древесины к общему объему стволов (%), объем гнилевой части стволов в принятых для изучения спелых и перестойных древостоях (рис. 2). Причиной появления гнилей в стволовой и комлевой частях деревьев дуба в перестойном насаждении в 52 %, а в спелом в 74 % случаев является гнилой сучок. По сведениям А. Т. Вакина, в стволах дуба в возрасте 60–80 лет процент распространения гнилей через загнивающие сучья – 93,6 %.

Из данных того же рис. 2 можно видеть интенсивное развитие в стволах дуба гнилевого поражения. За период 80–100 лет оно увеличивается с 2,5 до 40 % объема ствола. Та же тенденция



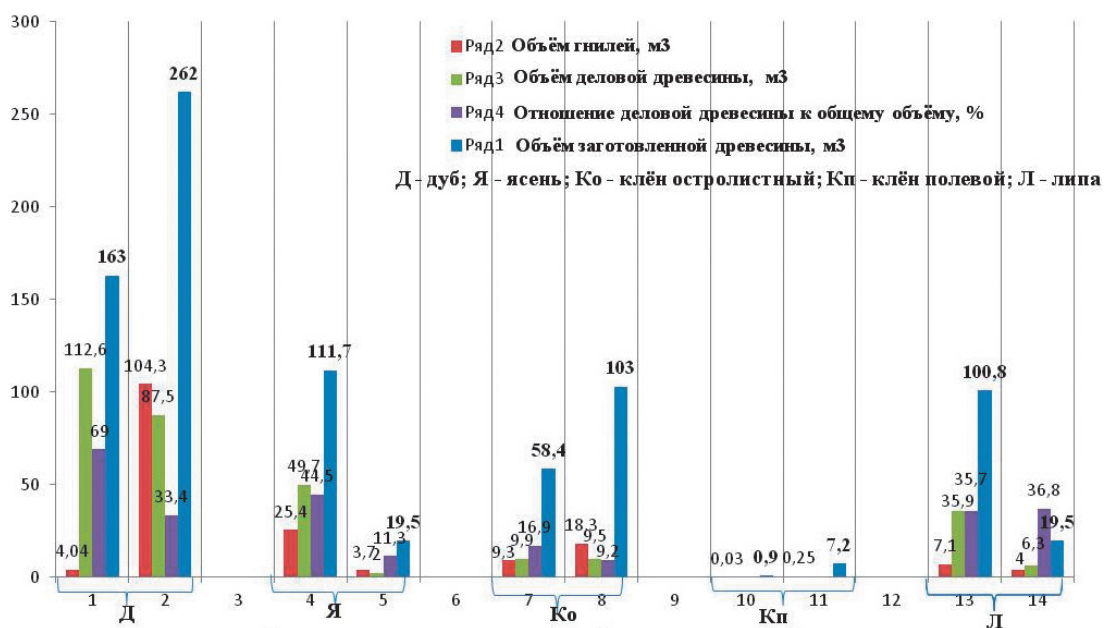


Рис. 2. Объемные величины показателей спелых и перестойных древостоев в насаждениях Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН:

1, 4, 7, 10, 13 – спелые древостои; 2, 5, 8, 11, 14 – перестойные древостои

сохраняется и в насаждении в целом – 12 % гнилевых фаутов в возрасте спелости и 32 % в перестойном возрасте. Выход деловой древесины по дубу уменьшается за этот же период более чем вдвое – 69 % в спелом и 33,4 % в перестойном. Выход древесины 1, 2 и 3 сорта по основным лесообразующим породам примерно за 120-летний период составил 47,9 % в возрасте спелости и 24,7 % в перестойном возрасте.

В то же время анализ данных, представленных на рис. 2, показывает, что в кластере перестойного возраста дуб благодаря огромным диаметрам деревьев и объемам древесины по выходу сортовой древесины превосходит сопутствующие породы. При раскряжке дубовых стволов на сортименты в возрасте 220–240 лет мы получили 87,5 м³ деловой древесины, а все сопутствующие ему породы с той же площади дали запас по массе сортовой древесины всего лишь 17,75 м³ (из расчета на 1 га).

На основании вышесказанного можно утверждать следующее.

Дуб в нагорной дубраве к возрасту главной рубки оказался породой с наименьшими по сравнению с другими породами объемами гнилевых фаутов (в относительном выражении). В стволах пораженных деревьев всего 3 % их массы повреждено гнилевыми фаутами, что значительно повышает его хозяйственную ценность по сравнению с другими породами, во всяком случае, до возраста спелости.

Ясень оказался наименее устойчивым к развитию гнилевых поражений древесины – 23 % массы стволов в 115-летнем возрасте повреждено гнилевыми фаутами, что является наихудшим показателем среди всех пород, слагающих древостой.

Вяз, так же, как и ясень, подвержен гнилевому поражению в сильной степени – 22 % массы стволов поражено гнилями.

Клен остролистный подвержен гнилевым поражениям в меньшей степени – 16 % в спелом возрасте.

Клен полевой и липа несмотря на то, что имеют слабое развитие гнилей – 3 и 7 %, соответственно, имеют незначительный спрос на древесину, а потому в хозяйственном отношении экономически невыгодны.

Запас древесины на 1 га, количество деревьев, средний диаметр ствола на высоте 1,3 м, средняя высота деревьев на 1 га в спелом и перестойном возрасте в нагорной дубраве имеют практически одинаковые значения. Меняется только породный состав.

Определена связь присутствия гнили в стволах деревьев всех лесообразующих пород с визуально определяемыми показателями ослабления их крон (табл. 4).

Вопреки нашим ожиданиям связь между искомыми зависимыми очень слабая и недостоверная. Этот феномен можно объяснить центральным расположением большинства гнилей по диамет-

**СВЯЗЬ ПРИСУТСТВИЯ ГНИЛИ 3-4-Й СТАДИИ В СТВОЛАХ ДЕРЕВЬЕВ С СОСТОЯНИЕМ ИХ КРОН ПО ВИЗУАЛЬНОЙ ОЦЕНКЕ**

Показатель связи	Древесные породы					
	Дуб	Ясень	Клен о.	Клен п.	Липа	Вяз
R – коэффициент корреляции	R=0,16	R=0,18	R=0,18	R=0,13	R=0,06	R=0,08
m <sub>r</sub> – ошибка R	m <sub>r</sub> -0,4	m <sub>r</sub> -0,27	m <sub>r</sub> -0,27	m <sub>r</sub> -0,12	m <sub>r</sub> -0,22	m <sub>r</sub> -0,22
t – достоверность R	t-0,4	t-0,6	t-0,6	t-0,08	t-0,3	t-0,4

рам стволов, которые не затрагивают (или мало затрагивают) проводящие ткани деревьев, что способствует сохранению их жизнеспособности. Еще одним объяснением этого факта можно назвать следующее важное обстоятельство.

В деградации кроны деревьев, кроме ослабляющего действия гнилевых факторов, существенное значение имеют энтомогенные воздействия, климатогенные и сопровождающие их гидрогенные факторы, конкурентные условия роста в составе древостоев. Вычленив из этого набора негативных воздействий на состояние деревьев дуба в составе древостоев влияние гнилевых факторов практически невозможно.

Таким образом, можно признать, что присутствие гнилевых фаутов центральной части стволов деревьев дуба как ядровой породы по визуальной оценке их кроны не связывается с их внешним состоянием. Тем не менее необходимо иметь в виду, что гнили ослабляют механические свойства стволов и способствуют появлению буреломных и ветровальных деревьев, образованию значительных объемов древесного отпада, формированию обширных по площади окон в пологе древостоев, появлению обильного подроста теневыносливых сопутствующих пород, препятствующих естественному возобновлению дуба. И тем самым способствуют смене дуба на преобладающие в пологе древостоев менее ценные лиственные породы. И, в конечном счете, принимают активное участие в трансформации коренных дубовых формаций в лиственные насаждения без участия дуба в формуле состава древостоев.

Этот вывод подтверждают данные перечета буреломных деревьев всех основных лесобразующих пород (дуб, ясень, клен, липа, вяз) в древостоях перестойного возраста, показывающие 100 % присутствие гнилей как коррозионного, так и деструктивного типов 3–4-й стадий развития в стволах буреломных деревьев, которые и явились причинами их вывала. При этом высота облома стволов деревьев может колебаться

от 0,5 до 12,0 м (в среднем 4,6 м), диаметр ствола на высоте облома – от 24 до 120 см (при средних значениях 58 см). Из возбудителей гнилей преобладают виды, вызывающие деструктивные гнили, – 67 %. В 33 % случаев причинами обломов стволов являются дереворазрушающие грибы, вызывающие коррозионные гнили.

### Заключение

По представленным данным можно сделать ряд важных выводов.

Дуб черешчатый является наиболее устойчивой лесобразующей породой дубравы нагорной к развитию в стволах гнилей и тем самым сохраняет на длительный период деловые качества ствола. Напротив, ясень, клен, вяз уже в возрасте спелости повреждаются гниевыми фаунами стволов в сильной степени и поэтому не являются желаемыми преемниками дуба. Таким образом, если задаваться целью вырастить хозяйственно ценные леса, то в нагорной дубраве следует вести хозяйство именно по дубу, так как он наиболее устойчив к развитию гнилей.

Несмотря на то, что объемы гнилей стволов в абсолютном и относительном выражении у деревьев дуба перестойного возраста наибольшие по сравнению с деревьями других пород, выход деловой древесины по сортаментам (фанерный край, пиловочник всех сортов) у них наивысший.

По визуальной оценке состояния кроны деревьев, слагающих древостой лесостепи, за период 80–100 лет от возраста спелости до предельного возраста перестоя при естественном ходе развития смешанных с дубом насаждений происходит значительное ухудшение состояния всех лесобразующих пород, но в наибольшей степени дуба.

Сравнительные данные анализа выхода деловой древесины у деревьев изучаемых пород показали, что в спелом возрасте у некоторых пород он значительно выше, чем у деревьев перестойного возраста: по дубу на 27 %, ясеню на 96 %, клену остролистному на 5 %, липе на 17 %.

Гнилевые фауны центральной части стволов деревьев дуба как ядровой породы не имеют значительной связи с внешним состоянием их крон. Тем не менее гнили ослабляют механические свойства стволов, способствуют образованию значительных объемов древесного отпада, формированию обширных по площади прогалов в пологе древостоев, появлению обильного подроста теневыносливых сопутствующих дубу пород, препятствующих появлению естественного возобновления дуба и, тем самым, способствуют смене дуба на преобладающие в пологе древостоев менее ценные лиственные породы и, в конечном счете, принимают активное участие в трансформации коренных дубовых формаций в лиственные насаждения без участия дуба в формуле состава древостоев.

Из 89 видов дереворазрушающих грибов, определенных в процессе изучения гнилевых фаун Теллермановского леса, 30 % можно отнести к грибам, обладающим в разной мере выраженными факультативными свойствами, способными вызывать гнилевое поражение деревьев, и 70 % – к грибам с выраженными сапротрофными свойствами, поселяющимися только на древесном отпаде различных пород.

Представленные выше и другие исследования, проведенные в дубравах Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН, наглядно демонстрируют насущную необходимость в разработке программы по восстановлению лесов дубовых формаций в зоне лесостепи с применением искусственного лесовозобновления. В Филиале Института лесоведения РАН Теллермановском опытном лесничестве разработан и с успехом внедрен в практику метод интенсивного искусственного лесовосстановления дубрав с сокращенным сроком и числом проведения рубок ухода, исключаяющий прореживание и проходные рубки и обеспечивающий получение к возрасту главной рубки высокополнотных, высокобонитетных дубовых древостоев с 8–10 единицами дуба в формуле состава насаждения (Чеботарёв, Чеботарёва, 2014; Чеботарёва и др., 2015; Атлас – определитель..., 2016; Чеботарёв и др., 2016).

## ЛИТЕРАТУРА

- Атлас – определитель* дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины / Стороженко В. Г., Крутов В. И., Руоколайнен А. В. и др. М.: «Аквариус», 2016. 200 с.
- Вакин А. Т. Фитопатологическое состояние дубрав Теллермановского леса // Труды Ин-та леса АН СССР. М., 1954. Т. XVI. С. 5–109.
- Правила рубок ухода за лесами*: утв. Приказом Рослесхоза № 185 от 16.07. 2007. 59 с.
- Правила санитарной безопасности в лесах*: утв. Приказом Минприроды России от 24.12. 2013. 23 с.
- Проект освоения лесов* на лесном участке, переданном в бессрочное пользование Филиалу Теллермановское опытное лесничество ФГБУН Института лесоведения РАН в целях осуществления научно-исследовательской, образовательной деятельности на территории Теллермановского лесничества Грибановского муниципального образования Управления лесного хозяйства Воронежской области. Воронеж, 2012 г. Разработчик ФГУП «Рослесинфорг» «Воронежлеспроект». 155 с.
- Сортиментные и товарные таблицы* для лесов центральных и южных районов Европейской части РСФСР / Н. П. Анучин, В. В. Успенский, Ф. В. Аглиуллин и др. М., 1987. 128 с.
- Стороженко В. Г., Коткова В. М., Чеботарёв П. А. Динамика трансформации коренных дубрав и дереворазрушающие базидиальные грибы Теллермановского леса (Воронежская область). М.: Лесной вестник, 2014. № 4 (18). С. 77–85.
- Стороженко В. Г., Крутов В. И., Руоколайнен А. В. и др. Атлас – определитель дереворазрушающих грибов лесов Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. 195 с.
- Таксационное описание* Борисоглебского лесничества: материалы лесоустройства, Управление лесоохраны и лесонасаждений Воронежско-Курское. 1938. 244 с.
- Таксационное описание* Теллермановского опытного участкового лесничества ИЛ РАН [Текст]: материалы лесоустройства в 2 т. Рук. С. И. Сидоренко. Воронеж: Воронежлеспроект. 2012. Т. 2. 228 с.
- Чеботарёв П. А., Чеботарёва В. В. Формирование искусственных дубовых древостоев в регионах лесостепной зоны Европейской части России: Материалы межрегиональной науч. конф. «Флора и растительность Центрального Черноземья». (Курск, 5 апреля 2014 г.). С. 174–179.
- Чеботарёв П. А., Чеботарёва В. В., Стороженко В. Г. Структура и состояние древостоев в дубравах лесостепи естественного происхождения (на примере лесов Теллермановского опытного лесничества ИЛАН РАН Воронежской обл.) // Лесоведение. 2016. № 5. С. 43–49.
- Чеботарёва В. В., Чеботарёв П. А., Стороженко В. Г. Деградация дубовых лесов России и пути их восстановления // North Charleston, USA. Материалы VI междунар. конф. «21 век: фундаментальная наука и технологии». 2015. Т. 1. С. 1–4.
- Черемисинов Н. А. Общая патология растений. Общая фитопатология. М.: Высшая школа, 1973. 352 с.
- Index Fungorum*. 2018. <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 15.01.2018)

---

---

## СТРУКТУРЫ ЛЕСНОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

**В. Г. Стороженко**

*Институт лесоведения РАН, lesoved@mail.ru*

Всякий исследователь, приступая к изучению какой-либо интересующей его проблемы, прежде всего задается вопросом – а как это всё было устроено с самого начала, узнает ли он что-то новое, чего до него еще никто не знал, и будет ли эта проблема интересна для дальнейшего изучения. В нашей лесной биологической науке с начала развития биосферы всё устраивала эволюция и все законы взаимного сосуществования видов и сообществ видов вырабатывались и закреплялись в природе в течение миллионов лет. Именно их мы сейчас и пытаемся изучать. Но чтобы понять эти законы, необходимо понять и объяснить выработанную эволюцией структурную и функциональную организацию сообществ.

Именно это стремление лежало в основе исследований наших великих предков – Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачёва и их многочисленных последователей, к которым принадлежим и мы все. Можно говорить о том, что на учениях этих двух гигантов и зиждется вся отечественная лесная наука. Они пытались понять законы коэволюции организмов в лесных сообществах, и на знании этих законов выработать понятные для практического лесоводства приемы ведения хозяйства. Всем известны основополагающие труды Г. Ф. Морозова – Учение о лесе (1924), Учение о типах насаждений (1930), В. Н. Сукачёва – Основы лесной биogeоценологии и Динамика лесных биogeоценозов (1964). На своих исторических этапах они были гениально прозорливыми в том, что шли, как показывает история, верными направлениями, указывая путь последующим исследователям. В динамике развития их направлений идут и наши исследования, что позволяет с современных научных позиций видеть дальнейшее развитие идей Г. Ф. Морозова и В. Н. Сукачёва.

И если наши научные исследования будут развиваться в контексте тех же верных направлений, то помогут избежать многочисленных ошибок, которые мы наблюдаем в современной практике лесного дела.

Одно из важнейших научных направлений в развитии учения В. Н. Сукачёва о строении лесного биogeоценоза, в котором, по нашему убеждению, необходимо движение в развитии, мы видим в дальнейшей детализации ценотической структуры лесного биоценоза. При этом могут возникнуть сомнения о целесообразности вообще детализировать структуру биogeоценоза, созданную В. Н. Сукачёвым. Мы полагаем, что если детализация возможна, то она оправдана, по крайней мере, с двух позиций. Во-первых, с позиции структурного усовершенствования сообщества, во-вторых, с позиции более полного раскрытия функционального значения каждой структурной организации в жизни лесного сообщества.

Любая структура, претендующая на ценотический статус, должна отвечать следующим условиям: иметь морфологическое, экологическое и функциональное строение. Именно по этим критериям построена структура лесного биogeоценоза В. Н. Сукачёва, в котором биоценоз, а в нашем случае лесное сообщество, включает три ценоза – фитоценоз, зооценоз и микробоценоз. По его мнению, основанному на имеющихся на тот период научных сведениях, только эти три структуры леса могут иметь статус ценотических структур. Причем грибы входили, по его представлениям, в структуру фитоценоза и не выделялись в отдельную структуру. Это и понятно, так как в период его работы в системе живых организмов учеными-эволюционистами еще не были выделены грибы в отдельное царство.



Мы полагаем, что с современных научных позиций, когда грибы в 70-х годах прошлого века группой ученых оформлены в отдельное царство (Тахтаджян, 1973; Margulis, Schwartz, 1982) (по: Гарибова, Лекомцева, 2005), можно попытаться доказать возможность выделения их в структуру ценотического уровня.

Для этого необходимо доказать наличие в сообществе грибов морфологической, экологической и функциональной структуры.

Нами на примере сообществ грибов разной пищевой специализации и таксономических групп, обитающих в лесных сообществах, убедительно доказано наличие у них этих трех структур (Стороженко и др., 1992; Стороженко, 2011, 2014 и др.). Нетрудно доказать, что другие группы грибов и в целом всё грибное сообщество подчинено тем же законам структурного устройства. Принимая это положение, можно утверждать, что выделение их в отдельную ценотическую структуру в составе лесного биогеоценоза вполне обоснованно, совершенно так же, как не вызывает сомнений существование фитоценоза в составе того же лесного биогеоценоза. Можно возразить, что грибы как организмы леса вторичны, так как обитают на живых растениях, которые определяют состав биомассы, а грибы на них паразитируют. Но такая трактовка функционального содержания грибной биоты, на наш взгляд, несколько примитивна. Гораздо более современна теория равенства воспроизводимой фитоценозом и разлагаемой грибами биомассы единого организма биогеоценоза, на балансе (или дисбалансе) которого основана значительная часть общей устойчивости биосферы.

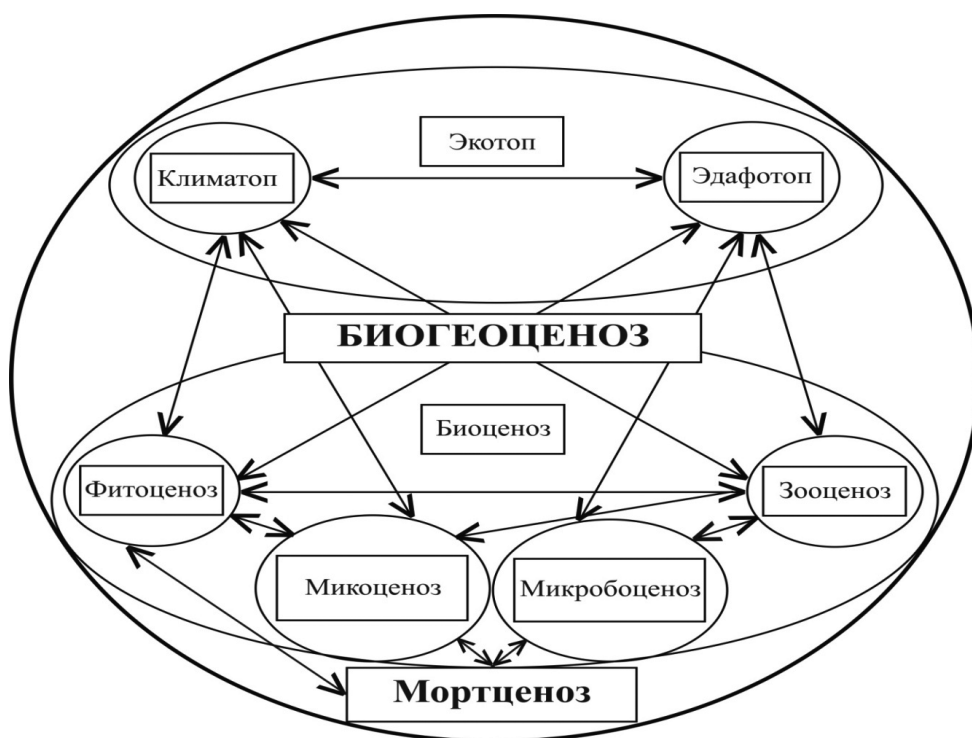
В общей трактовке фитоценоз – это растительное сообщество, существующее в пределах одного биотопа. Характеризуется относительной однородностью видового состава, определенной структурой и системой взаимоотношений растений друг с другом и с внешней средой. Термин предложен польским ботаником И. К. Пачоским в 1915 г. В системе строения биогеоценоза В. Н. Сукачёва фитоценоз выделяется как подсистема биоценоза, т. е. имеет более широкое определение, чем биотоп, распространяясь на всю лесную растительность определенной лесорастительной зоны или определенной лесной территории, или лесного биогеоценоза.

Совершенно по тому же принципу можно было бы дать определение и микоценозу: мико-

ценоз – это грибное сообщество, существующее в пределах одного или биотопа, или фитоценоза, или лесорастительной зоны, или лесной территории. Принимая такую трактовку микоценоза, правомерно выделение в отдельное научное направление и микоценологии (Стороженко, 2013). В нашей трактовке лесная микоценология – это раздел лесной биогеоценологии, изучающий и объясняющий структуру и строение грибной биоты лесных сообществ, закономерности поведения видов и комплексов грибов в динамике формирования и деструкции лесных биогеоценозов.

Анализируя далее структуру биогеоценоза В. Н. Сукачёва, можно заметить некоторый разрыв, неопределенность, «белое пятно» между определениями фитоценоза и экотопа. Если фитоценоз – это продуценты, живые растения, накапливающие биомассу, а эдафотоп – это мертвая структура биогеоценоза, включающая почву, подстилку и гумус, то место отмершей, но не вошедшей в эдафотоп структуры текущего древесного отпада, валежа и неразложившихся древесных остатков, включая мелкие фракции и определяемые как «мортмасса», не определено. В то же время мортмасса обладает всеми чертами ценотической структуры, имея и морфологическое, и экологическое, и функциональное строение (Стороженко, 2011). Принимая эти соображения во внимание, мы предлагаем выделить в системе лесного биогеоценоза отдельную структуру – мортценоз.

Одновременно с добавлением в строение биогеоценоза микоценоза и мортценоза мы полагаем обязательным оставить микробоценоз, определенный В. Н. Сукачёвым в отдельную структуру еще в 1947 г., включающий бактерии, вирусы, амёбы, инфузории, актиномицеты. Значительно позже эта группа живых организмов выделена в отдельный домен (надцарство) *Bacteria* Карлом Вёзе (1990) наряду с доменами археи (*Archaea*) и эукариоты (*Eukaryota*), в который входит и царство грибов. В нашем представлении на современном этапе разработки структурного строения биогеоценоза лесной биогеоценоз складывается из трех крупных структур – экотопа, биоценоза и мортценоза. Экотоп включает в себя климатоп и эдафотоп; биоценоз складывается из фитоценоза, зооценоза, микоценоза и микробоценоза. Мортценоз представляет собой отдельную структурную составляющую биогеоценоза наравне с экотопом и биоценозом (рис.).



Дополненная схема строения лесного биогеоценоза В. Н. Сукачёва (по: Стороженко, 2007, 2011, 2013)

Таким образом, на данный период предлагаемая структура биогеоценоза является наиболее полной, что, однако, не исключает в дальнейшем еще более дробного ее деления.

Если состав биоценоза в общем известен (с нашими изменениями), то состав мортценоза необходимо обозначить. Понятно, что структура «мортценоз» включает состав организмов, отвечающих термину «мортмасса». В последнем издании Словаря экологических терминов и определений (2010) мортмасса (от лат. *mors* (*mortis*) – смерть и масса) – это «мертвый покров, мертвая часть органического вещества биогеоценоза, произведенная биоценозом (отмершее вещество, выраженное в единицах массы и отнесенное к единице площади или объема).

В биоценозах мортмасса находится в виде *отпада* (сухостой, омертвевшие органы и др.), *опада* (упавшие на поверхность почвы части растительности, трупы животных), *торфа*, *подстилки* и *детрита*. Вместе с *биомассой* и *гумусом* составляет органическое вещество биоценоза». Содержание понятия *детрит* (по тому же словарю) включает в себя взвешенные в воде органические частицы. В современной интерпретации (особенно в иностранной литературе) к детриту относят весь древесный отпад начиная с уже усохших деревьев текущего древесного отпада. Деревья категорий состояния *усыхающие*,

которые уже не могут перейти в более высокие категории, в иностранную трактовку детрита не входят, но входят в состав группы деревьев, составляющих *текущий древесный отпад* (усыхающие, свежий и старый сухостой) как часть мортмассы лесного мортценоза. Таким образом, состав понятия *древесный отпад*, в который входит и *текущий древесный отпад*, несколько шире, чем понятие *детрит*.

Вся представленная выше казуистика в определениях живой и мертвой материи лесного биогеоценоза приводит к некоторым разногласиям в определении объемов биомассы и продуктов ксилотолиза при разложении ее грибами.

Мы представляем наше понимание этой проблемы. Задаваясь целью определения депонированных в фитоценозе и в древесном отпаде объемов  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и  $Q$  (*энергии*), содержащихся в стенках клеток древесины, мы переводим запасы сырораствующей древесины в фитомассу при помощи конверсионных коэффициентов (Замолотчиков и др., 2003). Синтезированные из солнечной энергии и почвенных элементов клетки растений содержат весь объем окиси углерода, воды и энергии. Причем этот объем сохраняется в клетках до тех пор, пока они не начнут разлагаться грибами. Весь этот объем мы относим к биомассе, даже если по структурному устройству биогеоце-

ноза он входит в состав мортценоза. Стоящие на корню деревья или высохшие древесные остатки на скальных поверхностях довольно долгое время могут не разлагаться грибами и сохранять весь объем фитомассы, заключенной в стенках клеток. Всё это с полным основанием можно относить к биомассе в составе мортмассы. Как мы видим, налицо некоторый перехлест в понятиях терминов «фитомасса» и «мортмасса».

По мере деструкции древесины объем клеток, содержащих полный объем депонированных в них элементов, стремительно уменьшается до полного разложения древесины в массу стволов древесного опада. Но если представить, что весь объем мортмассы зафиксирован в данный начальный период наблюдений, когда процессы разложения и выделения продуктов ксилолиза отмершей древесины еще не начались, то расчет их величин должен производиться так же, как производится расчет при конверсии величин фитомассы древостоя. Эта величина будет являться базовой, начальной при расчетах стока продуктов ксилолиза в процессе разложения древесного опада.

Итак, когда мы определяем объем древесного опада как мортмассу, то имеем в виду его ценотическую принадлежность в составе лесного биогеоценоза, но когда определяем этот же объем до начала его разложения грибами как биомассу, то имеем в виду его биологическую принадлежность как объекта, содержащего те же элементы древесины, что и живое дерево. По мере разложения клеток объема древесины и выделения продуктов ксилолиза фитомасса по биологической сущности переходит в мортмассу.

Таким образом, при определении объемов продуктов ксилолиза конкретной массы древесного опада необходимо иметь только его начальный объем. При этом процесс перехода полного объема фитомассы в полный объем мортмассы будет занимать длительный период, продолжающийся десятки лет и зависящий от породы древесного опада, его диаметра, климатических характеристик местности, положения древесного опада относительно земли, видов дереворазрушающих грибов (Стороженко, 1990, 2007, 2011; Шорохова, Шорохов, 1999 и др.). Сам процесс деструкции древесины и выделения продуктов ксилолиза подробно описан

В. А. Соловьёвым. Им же предложены формулы для подсчета объемов  $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и  $Q$  (энергии), выделяющихся в процессе разложения древесины (Соловьёв, 1992).

Мы понимаем, что представленные соображения могут вызвать непонимание или даже неприятие, но выдвигая их как дискуссионный материал, не сомневаемся в своей правоте.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гарибова Л. В., Лекомцева С. Н. Основы микологии. М.: МГУ, 2005. 220 с.
- Замолотчиков Д. Г., Уткин А. И., Честных О. В. Коэффициенты конверсии запасов насаждений в фитомассу основных лесообразующих пород России // Красноярск. Лесная таксация и лесоустройство. 2003. Вып. 1 (32). С. 119–127.
- Морозов Г. Ф. Избранные труды. М.: Лесная промышленность, 1970. Т. 1. 559 с.
- Соловьёв В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–171.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология, 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко В. Г. Древесный опад в коренных лесах Русской равнины. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. 122 с.
- Стороженко В. Г. Микоценоз и микоценология. М.: Гриф и К, 2013. 191 с.
- Стороженко В. Г. Устойчивые лесные сообщества. М.: Гриф и К, 2007. 190 с.
- Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. М.: Гриф и К, 2014. 184 с.
- Стороженко В. Г., Бондарцева М. А., Соловьёв В. А., Крутов В. И. Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. 221 с.
- Сукачёв В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 343 с.
- Сукачёв В. Н. Избранные труды. Л.: Наука, 1973. Т. 2. 418 с.
- Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира // Природа. 1973. № 2. С. 22–32.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, берёзы и осины в ельниках подзоны средней тайги // Труды СПбНИИЛХ. 1999. Вып. 1. С. 17–23.
- Margulis L., Schwartz K. Five Kingdoms. San Francisco, 1982. 400 p.
- Woese C. R., Kandler O., Wheelis M. L. Towards a Natural System of Organisms: Proposal for the Domains Archaea, Bacteria, and Eucarya // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1990. 87. P. 4576–4579.

---

---

## ЛИХЕНОБИОТА ВЫРУБОК ЮЖНОЙ КАРЕЛИИ

М. А. Фадеева, А. В. Кравченко

*Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»,  
fadeeva@krc.karelia.ru*

В последние 10–15 лет в связи со всё более масштабным освоением биологических ресурсов и возрастающим загрязнением окружающей среды вновь активизировались исследования по выявлению реакции биоты на антропогенное воздействие, разработке современных методов отслеживания состояния лесных экосистем, оценке и сохранению биоразнообразия.

В Республике Карелия в результате многолетней промышленной эксплуатации лесов с применением сплошных концентрированных рубок к настоящему времени почти 70 % покрытой лесом площади занято производными хвойно-лиственными, хвойными и лиственными лесами разного класса возраста (Государственный..., 2017). Ежегодно лес вырубается на площади около 30 тыс. га, т. е. происходит постоянное пополнение вырубок, в связи с чем изучение динамики лишенобиоты на вырубках имеет большое значение.

Лишайники являются неотъемлемым компонентом лесных сообществ. Как автотрофные ассоциации гриба и водоросли, они производят первичное органическое вещество и поглощают диоксид углерода, играя важную роль в обмене веществ и энергии в лесном биогеоценозе. Цианобионтные виды, способные усваивать атмосферный азот, обогащают почву азотистыми соединениями, увеличивая плодородие. Эпифитные и эпигейные виды лишайников накапливают в лесах значительную фитомассу. Например, в лиственничниках Западной Сибири запас эпифитных лишайников пяти древесных пород (березы, сосны, лиственницы, пихты и ели) достигает 195,6 кг/га (Ковалева, 2007). В широколиственных лесах центра европейской части запас фитомассы эпифитов в зависимости от типа леса достигает 90–695 кг/га (Бязров, 1971). В Карелии запас эпигейных лишайников

группы ягеля в зависимости от типа ландшафта составляет от менее 10 до 1600 и более кг/га (Леса..., 2015).

Лишайники положительно влияют на возобновление леса, создавая более благоприятные микроклиматические условия и улучшая физико-химические свойства почвы. Поскольку уровень грунтовых вод находится ниже зоны распространения корневой системы деревьев, большое значение в обеспечении их влагой имеет способность лишайников впитывать и удерживать воду атмосферных осадков. В то же время проростки сосны в лишайниковом покрове часто подвергаются выжиманию из-за изменения плотности талломов лишайников при насыщении их влагой (Мельник, 2005). Водные вытяжки из лишайников тормозят прорастание семян высших растений, в том числе сосны (Вайнштейн, Толпышева, 1975; Толпышева, 2005).

Резкая смена растительности и микроклиматических условий после рубки древостоя предполагает соответствующую смену структуры микробиоты, в том числе лишенобиоты. Исследование состава и строения лишайниковых сообществ после рубок позволяет значительно расширить наши знания о сукцессии лесных фитоценозов.

Многообразие лишайников в значительной степени определяется количеством субстратов, пригодных для поселения (Макаревич, 1958; Hale, 1967; Ahti, 1977 и др).

На вырубках формируется живой напочвенный покров из травянистых растений и кустарничков, которые в первые годы выполняют в фитоценозе роль эдификаторов. Период лесовосстановления до формирования молодняков растягивается на длительный срок – 3–7 лет в средней, 10–15 лет – в северной тайге (Крышень, 2011). В средней подзоне тайги обычно формируются производные насаждения, от-





Рис. 1. Схема расположения вырубок (пробных площадей – ПП) в Кондопожском и Прионежском районах Карелии (средняя тайга)

личные от коренного древостоя, – березняки, осинники, смешанные хвойно-лиственные.

Согласно официальной статистике (Государственный..., 2017) в 2016 г. в Карелии на долю искусственного восстановления приходилось 39 % вырубленной территории, естественного – 61 %. Поскольку в регионе лесозаготовительные практики и планирование лесовосстановительных мероприятий сильно отличаются от зарубежных, практически всё наше внимание было посвящено отечественному опыту изучения послерубочной сукцессии лишайников. В настоящее время исследованы смены лишайниковых сообществ после рубок в центральной части европейской России (Истомина, 1989, 1993), в Южной Сибири (Воронюк, 2002, 2003; Вершинина, 2013). В Карелии первичные сукцессии эпифитных лишайников на еловом подросте изучались в связи с воздействием аэротехногенных выбросов Костомукшского ГОКа на окружающие леса (Фадеева, 1999, 2004; Fadeeva, 2004).

### Материалы и методы

В 2011, 2013 и 2015 гг. нами изучалось видовое разнообразие лишайников на шести вырубках из-под сосняков черничного и брусничного

и стольких же вырубках из-под ельника черничного в Кондопожском (Кончезеро, Гомсельга) и Прионежском (Лососинное) районах Карелии (подзона средней тайги) (табл. 1, рис. 1).

Почвы на вырубках на месте сосновых древостоев сформировались на элювии коренных пород, богатых по минералогическому и химическому составу, местами перекрытых четвертичными отложениями. Почвы на вырубках в еловых древостоях сформировались на мощных четвертичных супесчаных и суглинистых отложениях.

К началу наших исследований (лето 2011 г.) на вырубках 2011 г. в сосновых типах леса имелись единичные семенные деревья главной породы, значительное количество пней и неубранной древесины хвойных и лиственных пород. На остальных участках началось естественное возобновление березы и осины, изредка встречался сосновый подрост последующего происхождения. На части вырубок из-под ельников созданы культуры сосны и ели (см. табл. 1, колонка: Примечание). Более подробно состояние растительности вырубок и примыкающих к ним пока не вырубленных участков леса описано в статье О. О. Предтеченской и А. В. Руоколайнен (2013).

## ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

№ п.п.	Год рубки	Состав бывшего древостоя	Возраст бывшего древостоя, лет	Тип леса	Примечание
Кондопожский р-н					
1	2011	10Сед.Б,Ос	110–120	Сосняк черничный	Ед. семенные деревья сосны
2	2007	8С1Б1Ос	120	Сосняк черничный влажный	Ед. возобновление сосны и березы
3	2011	9С1Бед.Ос	130–140	Сосняк брусничный	Ед. семенные деревья сосны
4	2005	6С2Е1Б1Ос	120–140	Сосняк черничный	Возобновление березы, осины
5	2005	5С3Е1Б1Ос	120–140	Сосняк черничный	Возобновление березы, осины
6	2007	5С3Е1Б1Ос	120	Сосняк черничный	Возобновление березы, осины
Прионежский р-н					
7	2005	6Е3Б1Ос	110–120	Ельник черничный	Культуры ели
8	2008	7Е2Ос1Б	110–120	Ельник черничный	Возобновление березы, осины
9	2007	7Е2Ос1Б	110–120	Ельник черничный	Возобновление березы, осины
10	2003	8Е1С1Б	110–120	Ельник черничный	Культуры сосны
11	2009	8Е1С1Б	180	Ельник черничный	Культуры ели
12	2009	10Е	180	Ельник черничный	Возобновление березы, осины

Лишайники на вырубках учитывались на всех доступных субстратах: стволы семенных деревьев (до высоты 2,2 м), пни, естественный валеж и порубочные остатки, почва, древесные растения естественного и искусственного возобновления. Рекогносцировочный учет встречаемости и обилия стволовых эпифитов сосны проведен на 8 модельных семенных деревьях сосны на свежей вырубке (ПП 1). Обобщенный показатель «встречаемость – обилие видов лишайников» оценивался по шкале: 0 баллов – вид отсутствует, 1 балл – 1–2 экземпляра, 2 балла – 3–5 и 3 балла – более 5 экземпляров на ствол (Manual..., 1993). Другие пояснения методического характера нам показалось уместным дать в соответствующих местах статьи.

Статистическая обработка данных выполнена в программе PAST, версия 3.17 (Hammer et al., 2001).

### Результаты и обсуждение

В посткатастрофических сообществах, которыми являются для лишайников вырубки, из-за выпадения большинства субстратов и резкого изменения освещенности и влажности

кардинально меняется среда обитания, и большая часть лесных видов лишайников исчезает. Как показали предшествующие нашим исследования (Истомина, 1989, 1993; Воронюк, 2002, 2003; Вершинина, 2013) и наши результаты обследования вырубок, как в сосновых, так и в еловых древостоях видовой состав лишайников на вырубках обеднен и таксономически однообразен. На вырубках из-под сосняков черничных и брусничных выявлено 67 видов лишайников (на 1–5-летних – 38 видов и 26 родов, на 6–9-летних – 49 видов и 24 рода), из-под ельников черничных – 73 вида (на 3–5-летних вырубках – 28 видов и 18 родов, на 6–11-летних – 69 видов и 40 родов). В примыкающих к вырубкам лесных участках зарегистрировано 92 и 87 видов, 53 и 49 родов лишайников, соответственно (Приложение).

Лишайниковое население 1–2-летних сосновых вырубок представлено теми немногими выносящими резкую смену освещенности и влажности местообитания эпифитными и эпиксильными видами, которые какое-то время сохраняются на оставленных и появившихся в процессе рубки субстратах (семенные деревья, пни, порубочные остатки и др.).

На стволах сосен (семенниках), например, на уровне лесотаксационного описания (высота ствола от корневой шейки 130 см) массовыми видами являются только два: *Hypogymnia physodes* и *Parmeliopsis ambigua*. Оба вида встречаются на сосновых пнях и порубочных остатках (фрагментах крупных ветвей сосны). На половине учетных площадок найден кустистый лишайник *Usnea hirta* – вид достаточно устойчивый к повышению освещенности местобитания, обычный представитель лишенобиоты облесенных болот с разреженным древесным пологом. Единичными экземплярами представлены *Bryoria fuscescens*, *Evernia mesomorpha*, *Platismatia glauca*, *Usnea subfloridana* с явными признаками некроза таллома (побуревшие фрагменты лопастей, ветвей). На стволах сосен со следами старых и свежих пожаров (старые пожарные шрамы, обугленные края пластин корки) обильным развитием отличаются *Chaenotheca ferruginea*, *Gypsopora friesii*. На комлях стволов сосен обычными являются *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis hyperopta*, *Cladonia ceno-tea*, *C. coniocraea*, *C. digitata*.

На пнях сосны с корой (коркой) сохраняется покров из кладоний (*Cladonia cenotea*, *C. coniocraea*, *C. digitata*, *C. fimbriata*). На порубочных остатках (сосна) в большинстве своем встречается только *Hypogymnia physodes*. На осине отмечены обычные для данной древесной породы виды, такие, как *Parmelia sulcata*, *Physcia aipolia*, *P. alnophila*, *Xanthoria parietina*, а также *Lecanora* spp., единичные погибающие экземпляры *Bryoria fuscescens*, *Evernia mesomorpha*, *Platismatia glauca*. На еловых остатках в массе наблюдаются *Hypogymnia physodes*, *H. tubulosa*, *Tuckermannopsis chlorophylla*, *Bryoria fuscescens*, *Usnea dasopoga*, *U. subfloridana*, *Mycoblastus sanguinarius*, *Loxospora elatina*, единично встречаются *Alectoria sarmentosa*, *Vulpicida pinastri*. Жизненность талломов таких экземпляров оценивается в 1–2 балла по 3-балльной шкале. Исключение составляют *Mycoblastus sanguinarius*, *Loxospora elatina* и *Vulpicida pinastri*, слоевища которых имели естественный цвет и выглядели на момент обследования вполне жизнеспособными.

Основная масса напочвенных лишайников на делянках зачастую уничтожается в результате механического повреждения напочвенного покрова (сдирается лесозаготовительной техникой до грунта), нагромождения порубочных остатков либо не выдерживает конкуренции с травянистыми растениями, активно заселяющими свежие вырубki.

К достижению вырубками возраста 3–5 лет эпифитные лишайники на порубочных остатках исчезают, вероятно, выпревают в зимний период под снежным покровом. С наступлением вегетационного периода перегнивающие порубочные остатки практически полностью скрываются под травами, лишаясь доступа света. Лишайники исчезают также с пней вместе с отпадающей корой.

Основным процессом на вырубках старших возрастов становится формирование лишайникового покрова на образовавшихся после рубки субстратах (возобновление хвойных и лиственных пород, поверхность спилов, крупномерная некондиционная древесина и др.).

На хвойных породах и березе восстановление лишенопокрова начинается с листоватых видов. На 1–2-летних сеянцах сосны и ели лишайники отсутствуют. Подрост сосны, главным образом в мутовках, заселяется пармелиоидными лишайниками (неидентифицируемые до вида отдельные лопасти *Hypogymnia*). Размер талломов гипогимнии, определяемый по длине самой длинной лопасти, у сформировавшихся талломов – по наибольшему диаметру, на 3–5-летних растениях сосны составляет 1 (3)–5 (7) мм. На подросте ели диаметром ствола 4 см высотой 210 см отмечены (на стволе и ветвях) *Hypogymnia* spp. (длина отдельных лопастей 4–10 мм), *Vulpicida pinastri* (диаметр таллома 12 мм). На тонкой и гладкой коре стволов и ветвей подроста березы диаметром 25–35 мм обнаружены талломы *Hypogymnia* sp. диаметром 3 (5)–10 мм, на ветвях – *Melanohalea olivacea* (3–8 мм), *Cetraria sepincola* (фертильный таллом диаметром 8 мм).

На осине – быстро растущей древесной породе – на гладкой коре молодых деревьев высотой 150–220 см с диаметрами стволов 10 (15)–20 (25) мм сформировались фертильные талломы накипных видов *Caloplaca cerina*, *Lecanora* spp., *Rinodina septentrionalis*. Их размеры (по наибольшему диаметру) составляют 3–5 (6) мм, зафиксированы также плодовые тела (апотеции) *Athallia pyracea*. Экземпляры листоватых видов (*Melanohalea olivacea*, *M. exasperata* – с изидиями!, *Physcia alnophila* – с апотециями!, *Phaeophyscia* cf. *ciliaris*) представлены единичными отдельными лопастями длиной 3–5 мм.

Пни сосны, главным образом по спилам, заселяются кладониями (*Cladonia botrytes*, *C. cenotea*, *C. digitata*, единично – *C. sulphurina*), единич-



но встречается листоватый лишайник *Vulpicida pinastri*. Аналогичным образом идет заселение еловых пней (*Cladonia arbuscula*, *C. botrytes*, *C. cenotea*, *C. fimbriata*, *C. mitis*, *C. rangiferina*). Высота подцетев (вертикальных выростов первичного таллома кладониевых лишайников, обыкновенно несущих апотеции) у видов группы ягеля (*Cladonia rangiferina*, *C. arbuscula*, *C. mitis*) составляет 7–11 мм. На корневых «лапах» пней ели отмечены *Cladonia fimbriata* и *Peltigera didactyla*, последний вид – единично. Поскольку *P. didactyla* обыкновенно заселяет свежееобнавленную почву (пионерный вид), наша находка, вероятнее всего, послерубочного происхождения.

Таким образом, на стадии свежей рубки изменение эпиксильного компонента лишайнобиоты идет в основном за счет увеличения числа кладониевых лишайников: на рубках из-под сосновых древостоев – 8 видов на свежих рубках и 14 – на рубках более старшего возраста; на рубках из-под еловых древостоев – 6 видов на свежих рубках и 15 – на рубках более старых.

На более старых рубках (6–12 лет) увеличение видового богатства лишайников происходит за счет зарастания появившихся после рубки субстратов. При этом в процесс заселения субстрата включаются лишайники разных таксономических групп. Так, например, на 7-летней рубке из-под елового леса (ПП 8) на осине послерубочного поколения зафиксирован стерильный таллом *Ramalina sinensis*, длина его составила 20 мм. В примыкающем к рубке ельнике этот вид не был найден, хотя в данном районе (Лососинное) ранее неоднократно нами собирался. Разлагающаяся крупномерная хвойная древесина заселяется кладониями (*Cladonia arbuscula*, *C. botrytes*, *C. coniocraea*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*), а также *Vulpicida pinastri* и *Placynthiella icmalea*.

На упавших уже после рубки леса ветровальных деревьях сосны и ели начинает формироваться эпиксильный комплекс выворотней. Одним из первых (специфических видов ветровальных комплексов) появляется калиционидный лишайник *Chaenotheca furfuracea* (стерильные талломы).

На случайно уцелевших на рубках субстратах были обнаружены виды, обычно ассоциирующиеся с малонарушенными местообитаниями, а потому являющиеся их индикаторами. По-видимому, в наиболее благоприятных условиях (ненарушенность, достаточное затенение субстрата) некоторые из них могут сущест-

вовать достаточно долго, до тех пор, пока не поднимется молодой лес. Так, листоватый цианобионтный вид *Peltigera canina* был отмечен дважды на 8-летней рубке из-под сосняка (ПП 5). Пельтигера произрастала на пне осины, талломы лишайника имели естественный цвет. Калиционидный лишайник *Chaenotheca gracilima* найден на 8-летней рубке из-под ельника (ПП 10) на остолопе березы.

Небольшие размеры позволяют лишайникам заселять микроэкоотопы с близкими к оптимальным гидротермическими условиями при весьма отличных макроэкологических условиях. Если для выживания вида у высших растений зачастую необходимы достаточно большие численность популяции и занимаемая площадь, то для лишайников, например в экстремальных климатических условиях (в которых высшие растения существовать не могут), достаточно небольшой экологически приемлемой ниши, зачастую сравнимой с размерами таллома лишайника (Урбанавичюс, 2002). Особенно это касается калиционидных лишайников и грибов, субстрато-экоотопы которых могут ограничиваться разрушающимся пнем дерева или, например, полостью в разрывах коры в основании ствола старой березы.

Согласно концепции специализированных и индикаторных видов (Выявление..., 2009) индикаторные виды показывают довольно высокие требования к условиям местообитания, но не такие высокие, как у специализированных видов. Численность первых значительно сокращается в используемых для лесозаготовок лесах, но их существованию в долгосрочной перспективе ничто не угрожает. Специализированные виды настолько сильно зависят от специфических условий лесного места произрастания, что не способны выживать в долгосрочной перспективе в используемых для лесозаготовок лесах. В силу своей стенобионтности и потому крайней уязвимости специализированные виды часто включаются в Красные книги различного ранга.

Примером специализированного вида (Выявление..., 2009) может считаться крупнолистоватый цианобионтный лишайник *Lobaria pulmonaria* – превосходный маркер «старовозрастных» лесов, вид-«зонтик» для многих других, менее заметных, но зачастую гораздо более редких и уязвимых видов лишайников.

На ПП 7 (год рубки 2005) мы наблюдали крупный таллом *Lobaria pulmonaria* на стволе осины на высоте 220 см, стоящей на границе ельника



черничного, который собственно и рубили, и вырубки, на которой в настоящий момент поднимается молодняк ели искусственного происхождения. В год наблюдения 2013 более половины таллома было занято некротическими пятнами (жизненность – 1 балл по 3-балльной шкале). Ко времени следующего осмотра (2015) таллом погиб, хотя и оставался на форофите. То есть лобария легочная действительно может некоторое время существовать даже на единично оставленных на вырубке стволах осин (в отсутствие других деревьев), однако в результате лишайник все равно погибает.

Данные об относительной устойчивости лобарии легочной к лесохозяйственным мероприятиям приводились нами и ранее (Кравченко, Фадеева, 2008; Фадеева, Кравченко, 2008), однако в том случае речь шла не об одиночных деревьях, а о недорубах, т. е. о не пройденных рубкой больших по площади участках леса, доля которых иногда достигала 1/3 (!) лесосечного фонда (Кравченко, 1999). В настоящее время в связи с крайним истощением лесосырьевой базы такие недорубы, являющиеся рефугиумами не только для лишайников, но и для других ценофильных групп растений, грибов и животных, активно отводятся в рубку либо уже вырублены.

Практика оставления лесозаготовителями на вырубке единичных осин с лобарией «для сохранения биоразнообразия» является глубоко порочной. Для выживания лишайника обязательно должно сохраняться древесное окружение. При выявлении единственного дерева осины с лобарией следует оставлять участок древостоя округлой формы (с осиной в центре) радиусом, равным сумме не менее двух высот древостоя. При групповом размещении заселенных лобарией осин сохраняется участок произвольной формы с расстоянием от крайних деревьев осины до границы участка, равным сумме не менее двух высот древостоя, либо весь лесоустроительный выдел.

Справедливости ради следует отметить, что вопрос сохранения одиночных стволов или групп деревьев уже достаточно давно является предметом дискуссии зарубежных специалистов-лихенологов и экологов (Hazel, Gustafson, 1999; Sillett et al., 2000; Lohmus et al., 2006 и др.)

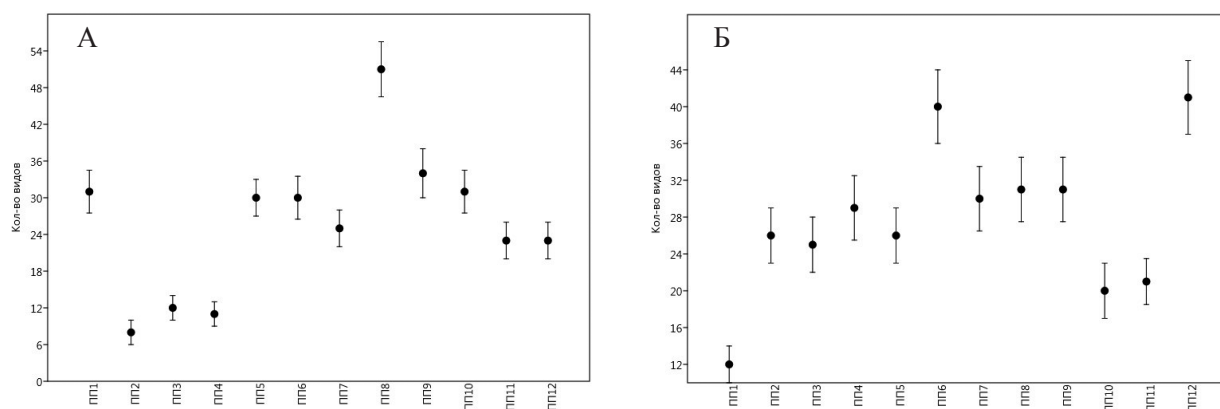
В целом видовое разнообразие лишайников на вырубках, оцененное по количеству видов, было достоверно ниже на ПП 2-4 и достоверно выше на ПП 8 (рис. 2). То есть при участии осины в возобновлении древесных пород, независимо от предшествующей лесной формации, видовое богатство лишайников на вырубленных

участках (ПП 8, 5, 6) возрастает за счет специфических видов «богатой» коры, характеризующей данную породу. На участках, где возобновление осуществляется в основном за счет сосны и березы, богатство видов наименьшее (ПП 2-4).

Количество видов, зарегистрированных в примыкающих к вырубкам лесных участках, значительно варьировало. При этом оно не было связано с таковым на прилегающих вырубках (коэффициент корреляции Спирмена  $R_s = 0,07$ ,  $P = 0,81$ ). Общее количество видов на вырубках достоверно не зависело ни от местоположения и давности вырубки, ни от типа леса, почвы и возраста окружающих древостоев, что объясняется, вероятнее всего, недостатком в районе исследования совпадающих по характеристикам древостоя пробных площадей (вырубок) и лесных участков. В то же время видовое богатство лишайников на вырубках возрастало с увеличением проективного покрытия вейника лесного ( $R_s = 0,60$ ,  $P < 0,05$ ) и иван-чая ( $R_s = 0,63$ ,  $P < 0,05$ ) и уменьшалось с увеличением проективного покрытия вереска ( $R_s = -0,59$ ,  $P < 0,05$ ). На вейниковых вырубках с заметно большим количеством разлагающегося валежа в более влажных («мезофитных») условиях «возобновление» лишайников происходит более успешно, чем на вересковых – в более сухих («ксерофитных») условиях.

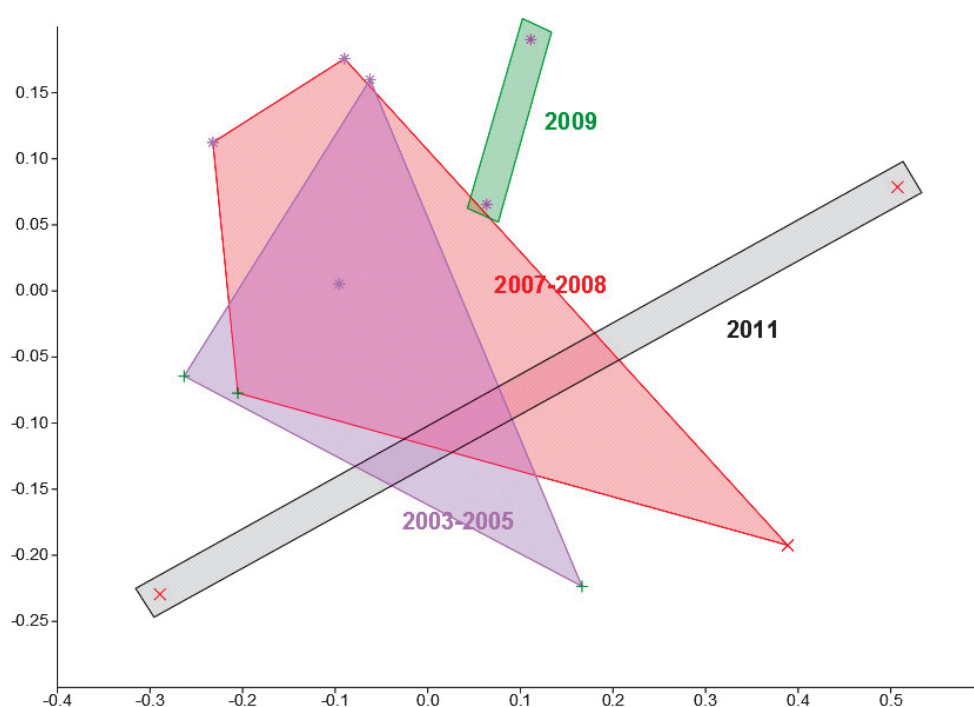
Как уже отмечалось, после сплошной рубки вследствие резкого изменения набора субстрато-эктопов и катастрофической смены экологических условий среды обитания, часть видов лишайников выпадает. Поскольку рубке подлежали в основном «старовозрастные» леса, близкие к естественным, для оценки риска утраты ценных лесных сообществ было проведено сравнение видового состава лишайнобиоты вырубок и соседствующих с ними лесных участков.

На первом этапе для выявления различий в видовом составе лишайников на разных пробных площадях мы использовали метод непараметрического многомерного шкалирования (non-metric multidimensional scaling, NMDS). Ординация пробных площадей не выявила значительной роли давности рубки в формировании видовой структуры лишайников. Группы разной давности рубки по большей части перекрывались, и лишь самые свежие рубки стояли несколько особняком (рис. 3). Далее был использован непараметрический дисперсионный анализ (PERMANOVA), который показал, что видовой состав лишайников на вырубке определяется в основном ее местоположением,



А – вырубки, Б – примыкающие к вырубкам лесные участки

Рис. 2. Видовое разнообразие лишайников (количество видов и доверительный уровень 95 %) на исследованных вырубках и в примыкающих участках леса



x, +, \* – вырубки (x – Кончезеро, + – Гомсельга, \* – Лососинное); полигоны – группы по давности рубки

Рис. 3. Ординация исследованных вырубок в первых двух осях NMDS на основе меры сходства Сёрнсена-Чекановского

типом леса до вырубки и типом почвы (табл. 2). Несомненно, видовой состав лишайников, формирующийся на зарастающей древесной растительностью вырубке, генетически связан с предшествующим типом леса, а тот, в свою очередь, с лесорастительными условиями, в которых он сформировался.

Природоохранная ценность лесов, в которых производились рубки, оценивалась по комплексу видов-индикаторов (специализированных) экологической непрерывности лесного сообщества

(Выявление..., 2009; Stenroos et al., 2011; Крутов и др., 2013; Тарасова, 2017), учитывались также виды из Красных книг Российской Федерации (2008) и Республики Карелия (2007), кроме того, виды, заслуживающие включения в региональную Красную книгу в связи с их редкостью и реальной угрозой уничтожения мест обитания (см. табл. 2). Согласно Л. Андерссону с соавт. (Выявление..., 2009), присутствие специализированного вида или нескольких индикаторных видов (не менее 10, по: Kuusinen et al., 1995; специали-

**РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ В ФОРМИРОВАНИИ ВИДОВОГО СОСТАВА ЛИШАЙНИКОВ  
НА ВЫРУБКАХ (НЕПАРАМЕТРИЧЕСКИЙ ДИСПЕРСИОННЫЙ АНАЛИЗ – PERMANOVA,  
НА ОСНОВЕ ИНДЕКСА СХОДСТВА СЁРЕНСЕНА-ЧЕКАНОВСКОГО)\***

Фактор	<i>F</i>	<i>P</i>
Местоположение	<b>2,33</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Тип почвы	<b>2,59</b>	<b>&lt; 0,01</b>
Тип леса	<b>2,38</b>	<b>&lt; 0,05</b>
Возраст леса	1,25	0,19
Давность рубки	1,17	0,24

Примечание: \* Достоверные значения выделены жирным шрифтом.

**ВСТРЕЧАЕМОСТЬ РЕДКИХ ИНДИКАТОРНЫХ (СПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫХ)  
И ОХРАНЯЕМЫХ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ В ПРИМЫКАЮЩИХ  
К ВЫРУБКАМ ЛЕСНЫХ УЧАСТКАХ**

Вид лишайника (статус)	№ лесного участка, соответствующий номеру примыкающей пробной площади (ПП) вырубки (№№ 1–6 – сосняки, №№ 7–12 – ельники)											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Acolium inquinans</i> С							+					
<i>Alectoria sarmentosa</i> (И)									+		+	+
<i>Bryoria nadvornikiana</i> (ККРК)							+				+	+
<i>Calicium adspersum</i> (С Р)									+			
<i>Chaenotheca chlorell</i> (С Р)			+									
<i>Chaenotheca stemonea</i> (И)				+								
<i>Chaenotheca subroscida</i> (ККРК С)							+					
<i>Collema curtisporum</i> (С Р)				+								
<i>Collema subnigresce</i> (С Р)				+			+			+		
<i>Evernia divaricata</i> (ККРК С)			+									
<i>Gyalecta fagicola</i> (Иф)				+								
<i>Icmadophila ericetorum</i> (И)						+						
<i>Lepraria leprarioides</i> (И)											+	+
<i>Lobaria pulmonaria</i> (ККРФ ККРК С)		+		+	+	+	+	+	+	+		
<i>Melanelixia subaurifera</i> (ККРК)		+										
<i>Microcalicium disseminatum</i> (И)						+						
<i>Nephroma bellum</i> (ККРК С)					+	+						
<i>Nephroma resupinatu</i> (С)						+						
<i>Parmeliella triptophylla</i> (С)								+	+			
<i>Peltigera canina</i> (И)			+		+	+	+	+		+		
<i>Peltigera praetextata</i> (И)	+			+	+	+		+	+			
<i>Scytinium subtile</i> (ККРК)				+								
<i>Scytinium tereteusculum</i> (И)				+								
<i>Usnea barbata</i> ККРК (С)							+					

Условные обозначения: ККРФ – Красная книга Российской Федерации; ККРК – Красная книга Республики Карелия; С – специализированный вид; И – индикаторный вид; Иф – индикатор высокого возраста форофита; Р – редкий, заслуживающий включения в Красную книгу Республики Карелия.

зирования виды по данной методике не выделяются) на участке леса определяет его как лес высокой биологической ценности.

По набору оцениваемых видов лишайников под определение «биологически ценные лесные территории, не подлежащие вырубке» (Выявление..., 2009) подходят лесные участки №№ 2–12. Все они, за исключением ПП 4, практически целиком к настоящему времени вырублены. Уцелевший пока участок представляет собой массив 120–140-летнего хвойно-лиственного черничного леса в типично карельском сельговом ландшафте. Это самый богатый по числу оцениваемых видов лес (8 видов). Кроме того, здесь произрастает редкий в мире лишайник *Collema curtisporum*. В Карелии этот вид выявлен недавно и известен по одной находке (Фадеева, Кравченко, 2012). В России *C. curtisporum* еще найден в нескольких локалитетах Мурманской области (Фадеева и др., 2011; Красная..., 2014; Урбанавичюс, Фадеева, 2016). *C. curtisporum* предложен для внесения в очередное издание региональной Красной книги (Государственный..., 2018). Этот участок биологически ценного леса заслуживает охраны в статусе «Памятник природы (лесной)».

### Заключение

Формирование лишайникового покрова вырубок представляет собой сложный процесс, зависящий от многих факторов, в том числе случайных.

На свежих вырубках отмечено обеднение видового состава лишайников, как количественное (число видов), так и качественное (таксономическое разнообразие). На вырубках из-под еловых древостоев и примыкающих к ним ельников разница оказалась довольно существенной, тогда как в сосновых древостоях и на вырубках из-под них она менее значительна.

В сравнении со свежими на более старых вырубках увеличивается видовое богатство кладониевых лишайников. Количество видов эпифитных лишайников на вырубках старшего возраста, независимо от предшествующей лесной формации, возрастает при участии осины в возобновлении за счет специфических видов «богатой» коры, характеризующих данную породу.

В мезофитных условиях, которые создаются на вейниковых вырубках, «возобновление» лишайников происходит более успешно, чем в ксерофитных – на вересковых вырубках.

Специализированные виды лишайников неопределенно долго могут существовать на вырубках, однако в итоге элиминируются. Индикаторные виды при благоприятных условиях (сохранность субстрата, достаточное затенение) могут выживать на вырубках.

На свежих вырубках население лишайников представлено преимущественно выносящими резкую смену освещенности и влажности эпифитными и эпиксильными видами, какое-то время сохраняющимися на коре семенников, пнях и порубочных остатках. В последующие годы на вырубках возобновляются листовенные (береза и осина) и хвойные (сосна, ель) породы, хорошо развивается травяно-кустарничковый ярус. Основным процессом становится формирование лишайникового покрова на появившихся после рубки древесных субстратах – естественном и искусственном возобновлении сосны и ели, а также естественном возобновлении осины и березы (при смене пород), зарастание лишайниками спилов пней и неликвидной древесины. Это ведет к увеличению разнообразия и обилия, в первую очередь, эпифитных видов, приуроченных к ранним стадиям развития деревьев-хозяев, а также к появлению новых вариантов консорции: древесная порода – лишайники.

Авторы признательны А. В. Полевому (Институт леса КарНЦ РАН) за помощь в статистической обработке данных.

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания Института леса КарНЦ РАН.

### ЛИТЕРАТУРА

Бязров Л. Г. Распределение фитомассы эпифитных лишайников в некоторых типах лесных биогеоценозов подзоны широколиственных лесов // Лесоведение. 1971. № 5. С. 85–90.

Вайнштейн Е. А., Толпышева Т. Ю. О влиянии экстрактов из лишайников на высшие растения // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 7. С. 1004–1011.

Вершинина С. Э. Биоресурсный потенциал и рациональное использование лишайников Юго-Восточной Сибири: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М., 2013. 41 с.

Воронюк С. Э. Влияние стихийных и антропогенных факторов на состав и распределение лишайников в лесах предгорий Восточного Саяна // Сиб. экол. журн. 2002. № 1. С. 79–85.

Воронюк С. Э. Лишайники Восточного Присаянья (Иркутская область): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 17 с.



Выявление и обследование биологически ценных лесов на северо-западе европейской части России. Т. 2. Пособие по определению видов, используемых при обследовании на уровне выделов / Под ред. Л. Андерссон, Н. М. Алексеева, Е. С. Кузнецова. СПб., 2009. 258 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2016 году / Министрство по природопользованию и экологии РК (Гл. ред. А. Н. Громцев и др.). Петрозаводск, 2017. 260 с.

Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2017 году. Петрозаводск, 2018. 292 с.

Добровольная лесная сертификация: учебное пособие для вузов. М., 2011. 175 с.

Истомина Н. Б. Эпиксильные лишайники разновозрастных вырубок Калининской области // Новости систематики низших растений. 1989. Т. 26. С. 116–118.

Истомина Н. Б. Особенности формирования эпиксильных лишайниковых группировок в ходе восстановительной сукцессии на вырубках // Ботан. журн. 1993. Т. 78, № 3. С. 104–109.

Леса и их многоцелевое использование на северо-западе европейской части России / Рук. НИР и науч. ред. А. Н. Громцев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2015. 190 с.

Ковалева Н. М. Оценка фитомассы лишайников в лиственничнике мелкотравно-зеленомошном // Перспективы развития современной ботаники: Материалы I (III) Всерос. молодежн. науч.-практ. конф. ботаников в Новосибирске. Новосибирск, 17–21 октября 2007 г. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2007. С. 97–100.

Кравченко А. В. Роль недорубов в сохранении биоразнообразия таежных регионов преимущественно лесопромышленного освоения // Биологические основы изучения, освоения и охраны животного и растительного мира, почвенного покрова Восточной Фенноскандии: Тез. докл. междунар. конф. и выездной сессии отделения общей биологии РАН, г. Петрозаводск, 6–10 сентября 1999 г. Петрозаводск, 1999. С. 190–191.

Кравченко А. В., Фадеева М. А. Распространение и состояние лобарии легочной (*Lobaria pulmonaria*) в юго-восточной Фенноскандии: междунар. совещ. «Лишайники бореальных лесов» и Четвертая российская полевая лишайниковая школа: материалы. Сыктывкар, 2008. С. 60–74.

Красная книга Мурманской области. Мурманск: Изд. 2-е, перераб. и доп. / Отв. ред. Н. А. Константинова и др. Кемерово: «Азия-принт», 2014. 584 с.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: «Карелия», 2007. 364 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы). М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 855 с.

Крутов В. И., Руоколайнен А. В., Предтеченская О. О. и др. Глава 23. Микобиота коренных и производных лесов Восточной Фенноскандии: видовое

разнообразие, субстратно-биотопическая приуроченность и функциональное значение // Биологическое разнообразие лесных экосистем. Кн. 2. А. С. Исаев (ред.). Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Центр по проблемам экологии и продуктивности лесов РАН. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. С. 329–372.

Крышень А. М. Механизмы развития и устойчивости лесных растительных сообществ // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. уч. СПб., 2011. Т. 2. С. 116–119.

Макаревич М. Ф. Закономерности распределения лишайников в растительных группировках Советских Карпат // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 6. С. 781–787.

Марковский А. В., Ильина О. В. Методические рекомендации по сохранению биологического разнообразия при лесосечных работах для Республики Карелия. Петрозаводск: «Скандинавия», 2010. 50 с.

Мельник С. А. Влияние способа обработки почвы на грунтовую всхожесть семян и отпад сеянцев сосны обыкновенной // Лесопользование, экология и охрана лесов: фундаментальные и прикладные аспекты: Материалы междунар. научно-практ. конф. Томск, 21–22 марта 2005 г. Томск: STT, 2005. С. 242–243.

Предтеченская О. О., Руоколайнен А. В. Структура биоты макромицетов на ранних этапах послерубочной сукцессии // Труды КарНЦ РАН. 2013. № 6. С. 27–37.

Тарасова В. Н. Структура и динамика эпифитного мохово-лишайникового покрова в среднетаежных лесах Северо-Запада Европейской части России: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2017. 46 с.

Толтышева Т. Ю. Биотические связи лишайников в лесных и болотных экосистемах: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Петрозаводск, 2005. 72 с.

Урбанавичюс Г. П. Лихеноиндикация современных и палеобиоклиматических условий Южного Прибайкалья // Изв. РАН. Сер. Геогр. 2002. № 1. С. 81–90.

Урбанавичюс Г. П., Фадеева М. А. Новые находки для лишайнофлоры заповедника «Пасвик» (Мурманская область) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 3. С. 97–102.

Фадеева М. А. Лишайники сосновых лесов северо-запада Карелии в условиях атмосферного загрязнения: Автореф. дис. ... на соиск. уч. степ. канд. биол. наук. СПб., 1999. 27 с.

Фадеева М. А. Особенности заселения субстрата эпифитными лишайниками в условиях аэротехногенного загрязнения // Материалы междунар. научно-практ. конф. «Антропогенная трансформация таежных экосистем Европы: экологические, ресурсные и хозяйственные аспекты. Петрозаводск, 23–25 ноября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С. 268–274.

Фадеева М. А., Кравченко А. В. Влияние антропогенных факторов на охраняемый лишайник *Lobaria pulmonaria* (L.) Hoffm. в краевой части ареала // Био-

разнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Материалы междунар. науч. конф., посв. 135-летию со дня рождения И. И. Спрыгина. 13–16 мая 2008 г. Часть 1. Пенза, 2008. С. 405–406.

Фадеева М. А., Кравченко А. В. Новые виды лишайников для Вологодской области и Республики Карелия // Труды КарНЦ РАН. 2012. № 1. С. 138–140.

Фадеева М. А., Дудорева Т. А., Урбанавичюс Г. П., Ахти Т. Лишайники заповедника «Пасвик» (Аннотированный список видов). Апатиты: КНЦ РАН, 2011. 80 с.

Ahti T. Lichens of the boreal coniferous zone // Lichen ecol. London, 1977. P. 145–181.

Fadeeva M. A. Specific patterns of substrate colonization by epiphytic lichens under air – borne industrial pollution // Proceedings of International Conference: Anthropogenic transformation of taiga ecosystems in Europe: environmental, resource and economic implications. Petrozavodsk, 23–25 November 2004. Petrozavodsk, 2004. P. 131–136.

Hale E. The Biology of Lichens. London, 1967. 176 p.

Hammer Ø., Harper D. A. T., Ryan P. D. PAST: Palaeontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontol. Electronica. 2001. Vol. 4, N 1. P. 1–9.

Haze P., Gustafson L. Retention of trees at final harvest – evaluation of a conservation technique using epiphytic bryophyte and lichen transplants // Biol. Conserv. 1999. Vol. 90. P. 133–142.

Kuusinen M., Jääskeläinen K., Kivistö L. et al. Indikaattorijäkälien kartoitus Kainuussa // Metsähallituksen luonnonsuojelujulkaisuja. Vantaa. 1995. Sarja A. N 39. 27 s.

Lohmus P., Rosenvald R., Lohmus A. Effectiveness of solitary retention trees for conserving epiphytes: differential short-term responses of bryophytes and lichens // Can. J. For. Res. 2006. Vol. 36. P. 1319–1330.

Manual for Integrated Monitoring / Programme Phase 1993–1996. Helsinki, 1993. 118 p.

Sillett S.-C., McCune B., Peck J. E. et al. Dispersal limitations of epiphytic lichens result in species dependent on old-growth forests // Ecol. Appl. 2000. 10 (3). P. 789–799.

Stenroos S., Ahti T., Lohtander K., Myllus L. (toim.) Suomen jäkäläopas // Norrlinia. 2011. S. 1–534.

## Приложение

### ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДОВ ЛИШАЙНИКОВ И СИСТЕМАТИЧЕСКИ БЛИЗКИХ К НИМ ГРИБОВ НА ВЫРУБКАХ И ПРИМЫКАЮЩИХ К ВЫРУБКАМ УЧАСТКАХ ЛЕСА (\*ЛИХЕНОФИЛЬНЫЙ ГРИБ, + НЕЛИХЕНИЗИРОВАННЫЙ САПРОТРОФНЫЙ ГРИБ)

Вид лишайника	Вырубки				Леса	
	Сосняки		Ельники		Сосняки	Ельники
	1–5 лет	6–10 лет	3–5 лет	6–12 лет		
<i>Acolium inquinans</i> (Sm.) A. Massal.						+
<i>Alectoria sarmentosa</i> (Ach.) Ach.			+	+		+
<i>Alyxoria varia</i> (Pers.) Ertz & Tehler						+
<i>Arthonia didyma</i> Körb.					+	
<i>Arthonia radiata</i> (Pers.) Ach.					+	
<i>Athallia pyracea</i> (Ach.) Arup et al.	+	+		+		
<i>Bacidia subincompta</i> (Nyl.) Arnold				+	+	+
<i>Baeomyces carneus</i> Flörke	+			+		+
<i>Biatora helvola</i> Körb. ex Hellb.				+		+
<i>Biatora efflorescens</i> (Hedl.) Räsänen						+
<i>Biatora vernalis</i> (L.) Fr.				+		
<i>Bryoria capillaris</i> (Ach.) Brodo & D. Hawksw.		+		+	+	+
<i>Bryoria furcellata</i> (Fr.) Brodo & D. Hawksw.	+	+	+	+	+	
<i>Bryoria fuscescens</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.	+		+	+	+	+
<i>Bryoria implexa</i> (Hoffm.) Brodo & D. Hawksw.				+	+	+
<i>Bryoria nadvornikiana</i> (Gyeln.) Brodo & D. Hawksw.			+			+
<i>Buellia disciformis</i> (Fr.) Mudd					+	+
<i>Buellia</i> cf. <i>griseovirens</i> (Turner & Borrer ex Sm.) Almb.						+
<i>Calicium adspersum</i> Pers.						+
<i>Calicium glaucellum</i> Ach.						+
<i>Calicium parvum</i> Tibell						+
<i>Calicium salicinum</i> Pers.				+		+

<i>Calicium trabinellum</i> (Ach.) Ach.						+
<i>Calicium viride</i> Pers.						+
<i>Catinaria atropurpurea</i> (Schaer.) Vězda & Poelt				+		
<i>Caloplaca cerina</i> (Hedw.) Th. Fr.	+	+		+		
<i>Candelariella xanthostigma</i> (Ach.) Lettau		+				
<i>Cetraria islandica</i> (L.) Ach.		+			+	
<i>Cetraria sepincola</i> (Ehrh.) Ach.	+	+	+	+	+	+
<i>Chaenotheca brachypoda</i> (Ach.) Tibell				+		
<i>Chaenotheca brunneola</i> (Ach.) Müll. Arg.	+					
<i>Chaenotheca chlorella</i> (Ach.) Müll. Arg.					+	
<i>Chaenotheca chrysocephala</i> (Turner ex Ach.) Th. Fr.					+	
<i>Chaenotheca ferruginea</i> (Turner ex Sm.) Mig.	+				+	+
<i>Chaenotheca furfuracea</i> (L.) Tibell				+		+
<i>Chaenotheca gracillima</i> (Vain.) Tibell				+		
<i>Chaenotheca stemonea</i> (Ach.) Müll. Arg.					+	
<i>Chaenotheca subroscida</i> (Eitner) Zahlbr.						+
<i>Chaenotheca trichialis</i> (Ach.) Th. Fr.					+	+
<i>Chaenothecopsis</i> sp.						+
<i>Cladonia arbuscula</i> (Wallr.) Flot.	+	+		+		+
<i>Cladonia bacilliformis</i> (Nyl.) Glück		+	+	+	+	
<i>Cladonia botrytes</i> (K.G. Hagen) Willd.		+	+	+	+	
<i>Cladonia cenotea</i> (Ach.) Schaer.	+	+	+	+	+	+
<i>Cladonia chlorophaea</i> (Flörke ex Sommerf.) Spreng.				+		
<i>Cladonia carneola</i> (Fr.) Fr.	+					
<i>Cladonia coniocraea</i> (Flörke) Spreng.	+	+	+	+	+	+
<i>Cladonia cornuta</i> (L.) Hoffm.		+		+	+	+
<i>Cladonia crispata</i> (Ach.) Flot.		+		+		
<i>Cladonia deformis</i> (L.) Hoffm.	+			+		
<i>Cladonia digitata</i> (L.) Hoffm.		+	+	+		
<i>Cladonia fimbriata</i> (L.) Fr.		+		+	+	+
<i>Cladonia furcata</i> (Huds.) Schrad.						+
<i>Cladonia gracilis</i> (L.) Willd. subsp. <i>turbinata</i> (Ach.) Ahti		+		+	+	+
<i>Cladonia grayi</i> G. Merr. ex Sandst.						+
<i>Cladonia mitis</i> Sandst.		+				
<i>Cladonia ochrochlora</i> Flörke			+	+		+
<i>Cladonia pleurota</i> (Flörke) Schaer.	+	+			+	
<i>Cladonia rangiferina</i> (L.) F.H. Wigg.	+	+		+	+	+
<i>Cladonia rei</i> Schaer.		+				
<i>Cladonia sulphurina</i> (Michx.) Fr.	+					
<i>Cladonia uncialis</i> (L.) F.H. Wigg.				+		
<i>Coenogonium pineti</i> (Ach.) Lücking & Lumbsch		+			+	
<i>Collema curtisporum</i> Degel.					+	
<i>Collema furfuraceum</i> (Arnold) Du Rietz					+	
<i>Collema subnigrescens</i> Degel.					+	+
<i>Evernia divaricata</i> (L.) Ach.					+	
<i>Evernia mesomorpha</i> Nyl.	+	+			+	+
<i>Evernia prunastri</i> (L.) Ach.					+	
<i>Fuscidea pusilla</i> Tønsberg						+
<i>Graphis scripta</i> (L.) Ach.					+	

Вид лишайника	Вырубки				Леса	
	Сосняки		Ельники		Сосняки	Ельники
	1–5 лет	6–10 лет	3–5 лет	6–12 лет		
<i>Gyalecta fagicola</i> (Hepp ex Arnold) Kremp.					+	
<i>Hypocenomyce scalaris</i> (Ach.) M. Choisy						+
<i>Hypogymnia physodes</i> (L.) Nyl.	+	+	+	+	+	+
<i>Hypogymnia tubulosa</i> (Schaer.) Hav.	+	+	+	+	+	+
<i>Icmadophila ericetorum</i> (L.) Zahlbr.					+	+
<i>Imshaugia aleurites</i> (Ach.) S.L.F. Mey.	+				+	
<i>Japewia subaurifera</i> Muhr & Tønsb					+	+
<i>Japewia tornoënsis</i> (Nyl.) Tønsberg			+			
<i>Lecania cyrtellina</i> (Nyl.) Sandst.		+		+		
<i>Lecanora allophana</i> Nyl.	+				+	
<i>Lecanora chlarotera</i> Nyl.		+		+		
<i>Lecanora carpineae</i> (L.) Vain.		+		+	+	
<i>Lecanora pulicaris</i> (Pers.) Ach.					+	+
<i>Lecanora symmicta</i> (Ach.) Ach.		+			+	
<i>Lecidea leprarioides</i> Tønsberg						+
<i>Lecidea nylanderii</i> (Anzi) Th. Fr.	+				+	
<i>Lecidea turgidula</i> Fr.						+
<i>Lecidella elaeochroma</i> (Ach.) M. Choisy					+	
<i>Lepraria</i> spp.	+			+	+	+
<i>Leptogium saturninum</i> (Dicks.) Nyl.					+	+
<i>Lichenomphalia umbellifera</i> (L.: Fr.) Redhead & al.			+			
<i>Lobaria pulmonaria</i> (L.) Hoffm.				+	+	+
<i>Loxospora elatina</i> (Ach.) A. Massal.			+	+	+	+
<i>Melanelixia glabrata</i> (Lamy) Sandler & Arup					+	
<i>Melanelixia subaurifera</i> (Nyl.) O. Blanco & al.					+	
<i>Melanohalea exasperata</i> (De Not.) O. Blanco & al.		+				
<i>Melanohalea olivacea</i> (L.) O. Blanco & al.		+		+	+	
<i>Melanohalea septentrionalis</i> (Lynge) O. Blanco & al.					+	
<i>Micarea denigrata</i> (Fr.) Hedl.	+			+	+	
* <i>Microcalicium disseminatum</i> (Ach.) Vain.					+	
* <i>Mycocalicium subtile</i> (Pers.) Szatala				+		+
<i>Mycobilimbia carnealbida</i> (Müll. Arg.) S. Ekman & Printzen				+	+	+
<i>Mycobilimbia epixanthoides</i> (Nyl.) Vitik. et al. ex Hafellner & Türk						+
<i>Mycobilimbia tetramera</i> (De Not.) Vitik. et al. ex Hafellner & Türk				+	+	+
<i>Mycoblastus affinis</i> (Schaer.) T. Schauer				+		+
<i>Mycoblastus sanguinarius</i> (L.) Norman			+	+	+	+
<i>Naetrocymbe punctiformis</i> (Pers.) R.C. Harris					+	
<i>Nephroma bellum</i> (Spreng.) Tuck.					+	
<i>Nephroma parile</i> (Ach.) Ach.				+	+	+
<i>Nephroma resupinatum</i> (L.) Ach.						+
<i>Ochrolechia alboflavescens</i> (Wulfen) Zahlbr.				+		+
<i>Ochrolechia androgyna</i> (Hoffm.) Arnold s.l.					+	+
<i>Ochrolechia microstictoides</i> Räsänen	+		+			+
<i>Ochrolechia pallescens</i> (L.) A. Massal.					+	
<i>Parmelia sulcata</i> Taylor	+		+	+	+	+
<i>Parmeliella triptophylla</i> (Ach.) Müll. Arg.						+



## Окончание приложения

<i>Parmeliopsis ambigua</i> (Wulfen) Nyl.	+	+	+	+	+	+
<i>Parmeliopsis hyperopta</i> (Ach.) Arnold	+	+	+	+	+	+
<i>Peltigera canina</i> (L.) Willd.		+			+	+
<i>Peltigera didactyla</i> (With.) J.R. Laundon		+		+		
<i>Peltigera membranacea</i> (Ach.) Nyl.	+					
<i>Peltigera neopolydactyla</i> (Gyeln.) Gyeln.					+	+
<i>Peltigera praetextata</i> (Flörke ex Sommerf.) Zopf				+	+	+
<i>Peltigera rufescens</i> (Weiss) Humb.		+				
<i>Pertusaria amara</i> (Ach.) Nyl.				+	+	+
<i>Pertusaria carneopallida</i> (Nyl.) Anzi				+		+
<i>Pertusaria albescens</i> (Huds.) M. Choisy & Werner					+	
<i>Pertusaria leioplaca</i> DC.				+	+	+
<i>Phaeophyscia ciliata</i> (Hoffm.) Moberg	+	+			+	
<i>Phlyctis argena</i> (Spreng.) Flot.					+	+
<i>Physcia stellaris</i> (L.) Nyl.	+	+				
<i>Physcia alnophila</i> (Vain.) Loht., Moberg, Myllys & Tehler	+	+		+	+	
<i>Placynthiella oligotropha</i> (Laundon) Coppins & P. James		+				
<i>Placynthiella icmalea</i> (Ach.) Coppins & P. James		+	+	+	+	+
<i>Platismatia glauca</i> (L.) W.L. Culb. & C.F. Culb.	+		+	+	+	+
<i>Pseudevernia furfuracea</i> (L.) Zopf					+	+
<i>Ramalina farinacea</i> (L.) Ach.					+	+
<i>Ramalina sinensis</i> Jatta				+		
<i>Rinodina septentrionalis</i> Malme		+			+	
<i>Rinodina pyrina</i> (Ach.) Arnold	+	+		+		
+ <i>Sarea difformis</i> (Fr.) Fr.						+
+ <i>Sarea resinae</i> (Fr.) Kuntze						+
<i>Scoliciosporum chlorococcum</i> (Graewe ex Stenh.) Vězda					+	
<i>Scytinium subtile</i> (Schröd.) Otálora et al.					+	
<i>Scytinium teretiusculum</i> (Wallr.) Otálora et al.					+	+
+ <i>Stenocybe pullatula</i> (Ach.) Stein					+	
<i>Toensbergia leucococca</i> (R. Sant.) Bendiksby & Timdal				+		
<i>Trapeliopsis granulosa</i> (Hoffm.) Lumbsch		+		+		
<i>Tuckermannopsis chlorophylla</i> (Willd.) Hale		+	+	+	+	+
<i>Usnea barbata</i> (L.) Weber ex F.H. Wigg.						+
<i>Usnea glabrescens</i> (Nyl. ex Vain.) Vain.					+	+
<i>Usnea hirta</i> (L.) F.H. Wigg.		+			+	
<i>Usnea lapponica</i> Vain.					+	+
<i>Usnea dasopoga</i> (Ach.) Nyl.			+	+	+	+
<i>Usnea subfloridana</i> Stirt.	+		+	+	+	+
<i>Violella</i> cf. <i>fucata</i> (Stirt.) T. Sprib.		+	+		+	+
<i>Vulpicida pinastri</i> (Scop.) J.-E. Mattsson & M.J. Lai	+	+	+	+	+	+
<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Th. Fr.	+	+				
<i>Xylographa parallela</i> (Ach.) Fr.				+	+	
<i>Xylopsora friesii</i> (Ach.) Bendiksby & Timdal	+					+
Bcero	38	49	28	69	92	87

---

## ШКАЛЫ РАЗЛОЖЕНИЯ КРУПНЫХ ДРЕВЕСНЫХ ОСТАТКОВ (КДО) И ИХ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В МИКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Ю. Р. Химич<sup>1</sup>, Е. В. Шорохова<sup>2,3</sup>

<sup>1</sup> Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН, [ukhim@inbox.ru](mailto:ukhim@inbox.ru);

<sup>2</sup> Институт леса КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН»;

<sup>3</sup> Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С. М. Кирова, [shorohova@ES13334.spb.edu](mailto:shorohova@ES13334.spb.edu)

КДО (крупные древесные остатки) – сухостой, валеж, зависшие стволы, пни, крупные ветви и корни – играют ключевую роль в функционировании таежных лесов (Шорохова, 2003; Stokland et al., 2012) и в целом в биосферной функции леса (Пулы и потоки..., 2007). В процессе их биологического разложения, или биогенного ксилолиза (Соловьёв, 1992), выделяют несколько стадий, этапов или классов. Классификации несколько различаются в зависимости от целей их использования. В частности, для оценки запасов биогенных элементов в КДО важны показатели степени разложения и фрагментации всего ствола, для оценки биологического разнообразия эпиксильных сообществ более важны характеристики поверхности ствола.

В данной работе мы попытались выделить основные визуальные признаки шкал разложения КДО, охарактеризовать их с точки зрения применения в микологических исследованиях, а также обозначить перспективы исследований в данном направлении.

В микологических исследованиях приуроченность определенных видов к тому или иному классу разложения служит показателем их сукцессионного статуса. Подобная «привязка» редких видов может служить теоретическим обоснованием в разработке мероприятий по их охране. Стадия разложения субстрата может использоваться для понимания экологии вида, в том числе в таксономических работах (Miettinen et al., 2018). Описание состава микобиоты по классам разложения наряду с привязкой ко времени, прошедшему после отмирания дерева, может быть перспективно при изучении разнообразия и динамических смен (сукцессий) грибных сообществ.

Так, еще во второй половине прошлого столетия были предложены три «грибные» стадии разложения древесины ели: стадия деревоокрашивающих грибов, стадия дереворазрушающих

грибов, стадия почвенных сапротрофов (Частухин, Николаевская, 1969). Чаще всего шкалы разложения КДО включают 5–8 стадий, разделяемых в полевых условиях на основе визуальных признаков и привязываемых ко времени, прошедшему после отмирания дерева и количественным физическим характеристикам древесины на основе ранее проведенных исследований.

При изучении видового состава грибов на древесных субстратах разной степени разложения можно использовать простые шкалы с учетом небольшого числа внешних характеристик ствола (Гордиенко, 1979; Стороженко, 1990; Bader et al., 1995; Groven et al., 2002; Iršénaitė, Kuttorga, 2006; Хачева, 2015, табл. 1). Описание отдельных стадий разложения может быть весьма объемным и содержать ряд различных характеристик, но при использовании шкалы в полевых условиях опорными становятся 1–2 признака.

Основным визуальным признаком является состояние древесины. В некоторых работах обращается внимание на изменение цвета древесины в процессе разложения, реже оценивается разрушение отдельных частей (заболони, сердцевины) или наличие гнили разных типов и стадий (Шорохова, Шорохов, 1999; Russell et al., 2013). Плотность древесины определяют по визуальным признакам и на ощупь, при растирании фрагмента древесины пальцами. Плотная, мягкая, рыхлая, очень мягкая древесина – понятия весьма субъективные.

Для микологических исследований финскими учеными была разработана шкала из пяти стадий на основе глубины проникновения лезвия ножа в валежные стволы ели и сосны (Renvall, 1995). Однако в методике приводится ряд ограничений к обследуемым древесным остаткам: дерево должно упасть по естественным причинам; диаметр у основания ствола должен составлять не менее

10 см, а длина – не менее 1,5 м; ствол должен полностью лежать на земле и в отдалении от заболоченных местообитаний, также участок должен быть микроклиматически гомогенным. Также при оценке плотности древесины с помощью ножа исключается вершина (верхняя 1/3 ствола), так как она быстрее всего подвергается разрушению.

Похожая шкала нашла свое применение при оценке разложения стволов бука (Kraigher et al., 2002) и некоторых других лиственных деревьев (Penttilä, Kotiranta, 1996). Оценка стадии разложения с помощью лезвия ножа достаточно удобна в применении и широко используется (Penttilä, Kotiranta, 1996; Sippola, Renvall, 1999; Lilja et al., 2006; Mäkinen et al., 2006; Hottola, Siitonen, 2008).

Микологические исследования на основе данного метода позволили установить, что число видов грибов на отдельном субстрате возрастает по мере разложения древесины. Были выявлены предпочтения отдельных видов относительно стадии разложения. Тем не менее КДО или их фрагменты разрушаются неравномерно, и при обследовании плотности поверхностных частей древесины можно зафиксировать несколько стадий. Преобладающая стадия присваивается стволу в целом. Это оправданно для учета КДО на уровне биогеоценоза (БГЦ) в целом, но часто искажает действительную привязку отдельных видов грибов к определенной стадии. Недостатком подхода является также игнорирование процессов разложения, происходящих в сердцевинной части ствола.

Помимо состояния древесины, обращает на себя внимание кора, так как после вывала дерева она постепенно опадает по мере ее фрагментации насекомыми. В основном смотрят на ее наличие или отсутствие, но некоторые исследователи отмечают процент оставшейся коры (Kraigher et al., 2002). Наличие ветвей также является довольно информативным признаком стадии разложения КДО. В некоторых шкалах в качестве показателя стадии разложения используются наличие ветвей определенного диаметра (Kraigher et al., 2002; Holeksa et al., 2008; Lasota et al., 2017) и **порядок сохранившихся ветвей** (Стороженко, 1990; Стороженко, Шорохова, 2012). В качестве дополнительных признаков используют форму и положение ствола (контуры ствола, высоту ствола над земной поверхностью – зависание на ветвях), наличие плодовых тел дереворазрушающих грибов, состав и наличие эпиксильной растительности.

В комплексных экологических работах без специальных микологических исследований

признаки, характеризующие грибы, участвующие в процессах разложения, играют особо важную роль. В. Г. Стороженко предложил для валежных стволов ели шесть стадий и в качестве одного из признаков – наличие или отсутствие плодовых тел грибов (Стороженко, 1990; Стороженко, Шорохова, 2012). А. И. Широков с соавторами (2001) предприняли попытку показать сукцессионные смены групп трутовых грибов от стадии к стадии гумификации валежа ели.

Однако оценки видового состава грибного сообщества по плодовым телам имеют свои недостатки, так как не учитывают мицелиальную стадию, которая, согласно данным последних исследований с применением молекулярных методов, может длиться достаточно долго (Rajala et al., 2011; Казарцев и др., 2016; Mäkipää et al., 2017). Кроме того, плодоношение зависит от климатических условий, сезона учета и др. Грибы могут присутствовать в древесине достаточно долго, в течение нескольких стадий, и активный мицелий может сохраняться после плодоношения и отмирания базидиом.

Применение строгих требований к упавшему стволу (Renvall, 1995) дает «идеальную» выборку, затрудняющую понимание механизмов формирования микромиценозов. Неоднородность рельефа и микроклимата в сочетании с различным положением в пространстве древесных остатков создают мозаичность условий обитания для различных видов дереворазрушающих грибов, что не учитывается при «стандартизации» субстрата.

В целях изучения микоценозов в составе БГЦ при визуальной оценке состояния КДО необходимо учитывать максимальное количество признаков, в том числе положение ствола, вариацию степени разложения в поперечном сечении и по длине ствола, наличие на разных участках определенных видов грибов и пр., т. е. проводить своеобразное «микокартирование». Такие работы, однако, требуют тщательных многолетних исследований.

Разлагающиеся древесные остатки представляют собой интересную сложную систему, которую тяжело свести к простым схемам. Применение комплексного методического подхода, учитывающего физические и химические характеристики субстрата и показатели ксилофильного сообщества – сообщества всех живых организмов, связанных с КДО на всех этапах их разложения, является необходимым для более полного понимания процессов формирования и сукцессионных смен грибных сообществ на древесных остатках на разных этапах их разложения (рис. 1).



Рис. 1. Система обратных связей между КДО в процессе разложения ксилофильным сообществом и его компонентами

Т а б л и ц а 1

### ПРИМЕРЫ ШКАЛ СТАДИЙ РАЗЛОЖЕНИЯ КДО

Стадия	Порода КДО	Описание	Источник
1	Ель	Недавно упавшее дерево. Хвоя и кора еще присутствуют	<sup>1</sup> Groven et al., 2002
	Ель, сосна	Древесина плотная; лезвие ствола проникает только на несколько миллиметров. Кора почти нетронута. Эпиксильная растительность представлена эпифитными группами	Renvall, 1995
	Ель	Форма стволов, пней бурелома и кора сохранились. Мхов, растений напочвенного покрова, подроста и плодовых тел дереворазрушающих грибов нет. Ветви всех порядков сохранились, иногда зеленая или бурая хвоя. Изменение окраски древесины фрагментами (1-я стадия гнили). Стволовые вредители присутствуют или вылетели. Начальная стадия ксилолиза	Стороженко, Шорохова, 2012
	Разные породы	Древесина с плотной корой, отмершая в текущем году	Гордиенко, 1979
2	Ель	Плотная древесина. Хвоя отсутствует, но ветви и кора еще присутствуют	Groven et al., 2002
	Ель, сосна	Древесина достаточно плотная, лезвие ножа проникает на 1–2 см. Сосновые стволы обычно уже без коры или с маленькими фрагментами коры, часто с островками эпифитных лишайников. Кора ели начинает отслаиваться, появляются эпиксильные криптогамные виды	Renvall, 1995
	Ель	Форма стволов и пней сохранилась, кора отпала частично или полностью, моховое покрытие неполное. Плодовые тела дереворазрушающих грибов. Сохранились ветви 1–2-го порядков. Гниль древесины от 1-й до 3-й стадии разложения. Вершина ствола до диаметра 8–10 см разложена полностью. Максимальная стадия ксилолиза	Стороженко, Шорохова, 2012
	Разные породы	Древесина такая же плотная, но с видимыми признаками деструкции	Гордиенко, 1979
3	Ель	Древесина по большей части плотная, но есть гнили. Кора отваливается. Остаются только крупные ветви	Groven et al., 2002
	Ель, сосна	Древесина достаточно мягкая вследствие интенсивного процесса разложения. Небольшая часть древесины уже разложилась, но верхняя часть ствола более плотная, лезвие ножа проникает в древесину достаточно легко на 3–5 см. При попытке поднять ствол со стороны кроны он ломается. Еловые стволы всё еще частично покрыты корой, но оголенные участки уже заселены эпиксильными лишайниками и мохообразными	Renvall, 1995
	Ель	Форма стволов и пней частично изменена из-за полного обрастания стволов мхами. Появление и развитие растений напочвенного покрова, иногда подрост до 5 лет. Плодовые тела дереворазрушающих грибов встречаются редко. Могут сохраняться ветви 1-го порядка. Древесина разложена до 3-й стадии. Стадия ксилолиза – затухающая	Стороженко, Шорохова, 2012
	Разные породы	Верхний слой древесины мягкий, кора местами отпала	Гордиенко, 1979



4	Ель	Заболонь мягкая, кора большей частью отсутствует	Groven et al., 2002
	Ель, сосна	Древесина мягкая, нож легко проникает по рукоятку. Ствол сильно разложен. При попытке поднять ствол он легко распадается на части. Обычно без коры или присутствуют только небольшие фрагменты. Сильное зарастание мхами и лишайниками или растениями напочвенного покрова	Renvall, 1995
	Ель	Форма стволов и пней сохранилась частично. Полное обрастание мхами и растениями напочвенного покрова, подрост и подлесочные породы до 20 лет. Плодовые тела дереворазрушающих грибов отсутствуют, ветвей нет. Древесина разложена до 3–4-й стадии и представляет собой бурую, преимущественно деструктивную гниль. Стадия ксилолиза – конечная	Стороженко, Шорохова, 2012
	Разные породы	Разложение проникает на значительную глубину, гниль пластинчатая или призматическая	Гордиенко, 1979
5	Ель	Мягкая древесина. Эллиптическая форма ствола	Groven et al., 2002
	Ель, сосна	Древесина очень мягкая, почти полностью разложившаяся, и ее легко растереть пальцами. Ствол (или его остатки) потеряли форму, ствол покрыт опадом, мхами и напочвенной растительностью, подростом ели	Renvall, 1995
	Ель	Форма ствола и пней утеряна, угадывается по микроповышениям по контуру ствола, возвышающегося до 1/3 его высоты. Подрост и подлесочные породы до 30 лет. Гумификация продуктов разложения древесины. Стадия ксилолиза – гумификация	Стороженко, Шорохова, 2012
	Разные породы	Остается лишь форма ствола, кора местами отпала, на поверхности обычно хорошо развиты синузии мхов и лишайников	Гордиенко, 1979
6	Ель	Мягкая фрагментированная древесина. Плоская эллиптическая форма	Groven et al., 2002
	Ель	Полный переход древесины в категорию верхних слоев почвы	Стороженко, Шорохова, 2012
7	Ель	Мягкая фрагментированная древесина. Бревно почти скрыто	Groven et al., 2002
8	Ель	Распавшаяся древесина	Groven et al., 2002

Примечание. <sup>1</sup> На основе работы Hofgaard (1993).

В зависимости от целей и масштаба исследования (отдельный ствол, микромиценоз, миценоз, БГЦ, лесной массив и пр.) подбирается классификация стадий разложения с определенным набором признаков. Для микологических исследований, включая «флористические», вполне достаточно простой шкалы на основе характеристик плотности древесины, в частности широко используемой шкалы на основе глубины проникновения ножа. При этом необходимо учитывать неравномерность разложения древесины по длине и высоте валежного ствола.

Изучение грибных сообществ и всего ксилофильного сообщества в рамках комплексных экологических исследований потребует в дополнение к оценке стадий разложения КДО по «рабочей», простой шкале более подробного описания по ряду параметров (наличию и покрытию коры, положению ствола над поверхностью земли, описанию эпиксильных растений и лишайников и т. д.). В перспективе необходимы разработка и апробирование шкалы разложения для недостаточно изученных

в данном аспекте лиственных пород деревьев, в особенности осины и березы. Молекулярно-генетические исследования грибных сообществ могут потребовать привлечения дополнительных признаков стадий разложения древесины и коры (Kazartsev et al., 2018).

*Работа выполнена в рамках темы НИР (Институт проблем промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН) «Динамика восстановления биоразнообразия и функций наземных экосистем субарктики в условиях комбинированного действия природных и антропогенных факторов». Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (Институт леса) и при финансовой поддержке РНФ (грант № 15-14-10023-МКН).*

## ЛИТЕРАТУРА

Гордиенко П. В. Экологические особенности дереворазрушающих грибов в лесных биоценозах среднего Сихотэ-Алиня: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1979. 20 с.

- Казарцев И. А., Кузнецов А. А., Пильщикова Н. С. Исследование грибных сообществ разлагающейся древесины методом ДНК-метабаркодинга // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50, № 5. С. 287–294.
- Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / Под ред. Г. А. Заварзина. М.: Наука, 2007. 315 с.
- Соловьёв В. А. Микогенный ксилолиз, его экологическое и технологическое значение // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. М.: Наука, 1992. С. 140–172.
- Стороженко В. Г. Датировка разложения валежа ели // Экология. 1990. № 6. С. 66–69.
- Стороженко В. Г., Шорохова Е. В. Биогеоэкологические и ксилолитические параметры устойчивых таежных ельников // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 3. М.; Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 22–40.
- Хачева С. И. Пути микогенного разложения древесины в лесных экосистемах особо охраняемых природных территорий Республики Абхазия // Учен. зап. Казанск. ун-та. Естественные науки. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 75–88.
- Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе. Л.: Наука, 1969. 326 с.
- Широков А. И., Спиринов В. А., Шестакова А. А., Походяева М. Е. Особенности гумификации валежа и динамика напочвенного покрова в пихтово-ельниках липовых Нижегородского Заволжья // Вестн. Нижегородск. ун-та им. Н. И. Лобачевского. Сер. Биология. 2001. № 1. С. 18–24.
- Шорохова Е. В., Шорохов А. А. Характеристика классов разложения древесного детрита ели, березы и осины в льяниках подзоны средней тайги // Труды СПБНИИЛХ. СПб., 1999. Вып. 1. С. 17–23.
- Шорохова Е. В. Роль крупных древесных остатков в лесных экосистемах // Ксилобиология и биологическое лесоводство / Под ред. В. А. Соловьева. СПб.: СПбГЛТА, 2003. С. 68–76.
- Bader P., Jansson S., Jonsson B. G. Wood-inhabiting fungi and substratum decline in selectively logged boreal spruce forests // Biol. Conserv. 1995. Vol. 72. P. 355–362.
- Groven R., Rolstad J., Storaunet K. O., Rolstad E. Using forest stand reconstructions to assess the role of structural continuity for late-successional species // Forest and Management. 2002. Vol. 164. P. 39–55.
- Hofgaard A. 50 year of change in a Swedish boreal old-growth *Picea abies* forest // J. Veg. Sci. 1993. N 4. P. 773–782.
- Holeksa J., Zielonka T., Żywiec M. Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland // Can. J. For. Res. 2008. Vol. 38. P. 415–428.
- Hottola J., Siitonen J. Significance of woodland key habitats for polypore diversity and red-listed species in boreal forests // Biodivers. Conserv. 2008. Vol. 17. P. 2559–2577. DOI: 10.1007/s10531-008-9317-4
- Iršėnaitė R., Kutorga E. Diversity of fungi on decaying common oak coarse woody debris // Ecol. 2006. N 4. P. 22–30.
- Kazartsev I., Shorohova E., Kapitsa E., Kushnevskaya H. Decaying *Picea abies* log bark hosts diverse fungal communities // Fungal Ecol. 2018. Vol. 33. P. 1–12.
- Kraigher H., Jurc D., Kalan P. et al. Beech coarse woody debris characteristics in two virgin forest reserves in southern Slovenia // Zbornik gozdarstva in lesarstva. 2002. Vol. 69. P. 91–134.
- Lasota J., Błońska E., Piaszczyk W., Wiecheć M. How the deadwood of different tree species in various stages of decomposition affected nutrient dynamics? // J. of Soils and Sediments. 2017. P. 1–11. <https://doi.org/10.1007/s11368-017-1858-2>
- Lilja S., Wallenius T., Kuuluvainen T. Structure and development of old *Picea abies* forests in northern boreal Fennoscandia // Ecoscience. 2006. Vol. 3, N 2. P. 1–12.
- Mäkinen H., Hynynen J., Siitonen J., Sievänen R. Predicting the decomposition of Scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland // Ecol. Appl. 2006. Vol. 16, N 5. P. 1865–1879.
- Mäkipää R., Rajala T., Schigel D. et al. Interactions between soil- and dead wood-inhabiting fungal communities during the decay of Norway spruce logs // The ISME J. 2017. Vol. 11. P. 1964–1974. doi:10.1038/ismej.2017.57
- Miettinen O., Vlasák J., Rivoire B., Spirin V. *Postia caesia* complex (Polyporales, Basidiomycota) in temperate Northern Hemisphere // Fungal systematics and Evolution. 2018. Vol. 1. P. 101–129.
- Penttilä R., Kotiranta H. Short-term effects of Prescribed burning on wood-rotting fungi // Silva Fennica. 1996. Vol. 30 (4). P. 399–419.
- Rajala T., Peltoniemi M., Hantula J. et al. RNA reveals a succession of active fungi during the decay of Norway spruce logs // Fungal ecol. 2011. N 4. P. 437–448.
- Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland // Karstenia. 1995. Vol. 35. P. 1–51.
- Russell M. B., Woodall C. W., Fraver S., D'Amato A. W. Estimates of downed woody debris decay class transitions for forests across the eastern United States // Ecol. Model. 2013. Vol. 251. P. 22–31.
- Sippola A.-L., Renvall P. Wood-decomposing fungi and seed-tree cutting: a 40-year perspective // Forest Ecology and Management. 1999. Vol. 115. P. 183–201.
- Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G. Biodiversity in dead wood. Cambridge Univ. Press, 2012. 509 p.

---

---

## К ВОПРОСУ ЕСТЕСТВЕННОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ЛЕСА В ОЧАГАХ КОРНЕВОЙ ГУБКИ

Б. П. Чураков, С. Г. Битяев, Р. А. Чураков

Ульяновский государственный университет, *churakovbp@yandex.ru*

В связи с переходом лесного хозяйства на новые рыночные экономические отношения значительно сократились объемы искусственного возобновления лесов. Арендаторы, заинтересованные в максимальном получении прибыли от арендуемых территорий, не особенно заботятся о лесовосстановлении вырубаемых лесных угодий. Поэтому приходится надеяться только на естественное зарастание вырубок и гарей. Но давно доказано, что в зоне лесостепи в условиях часто повторяющихся засух наиболее надежным способом лесовосстановления всегда считалось создание лесных культур.

Известно, что лесные насаждения естественного происхождения отличаются большей биологической устойчивостью и продуктивностью по сравнению с насаждениями искусственного происхождения (Собачкин и др., 2013; Головацкая, 2017; Кутявин, Бобкова, 2017; Романов и др., 2017). Но здесь возникает другая проблема. Если при создании лесных культур можно регулировать их породный состав исходя из целевой установки создаваемых насаждений, то при естественном лесовозобновлении такой возможности нет. Кроме того, естественное возобновление леса часто сопровождается нежелательной сменой древесных пород вне зависимости от того, в каких лесных насаждениях и по каким причинам происходит эта смена: сплошные рубки, лесные пожары, ветровалы, болезни и т. д. (Петухов, Немчинова 2014; Федорчук и др., 2014; Коновалова, 2015; Калачёв, Залесов, 2016; Чеботарёв и др., 2016; Стороженко, 2017).

Многолетняя практика лесного хозяйства в лесостепной зоне и материалы лесоустройства указывают на то, что надеяться на появление благонадежного естественного возобновления в сосновых лесах часто не приходится. Исходя из этого работники лесного хозяйства ориентируются

исключительно на искусственное лесовосстановление. Но массовое применение лесных культур приводит к тому, что в искусственно созданных насаждениях нарушается естественный процесс смены поколений, снижается биологическая устойчивость биоценозов (Алексеев, 1974; Авров, 2000; Демичева и др., 2011; Собачкин и др., 2013; Кутявин, Торлопова, 2016). Следствием этого является массовое развитие очагов энтомофитов и болезней, особенно корневой губки. Одно из негативных последствий развития очагов корневой губки наряду с распадом древостоев – неопределенность в возможности естественного возобновления хвойных пород. Поэтому исследования хода естественного возобновления в очагах корневой губки разной степени развития необходимо считать не только актуальными, но и своевременными.

Корневая губка *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. – это один из самых вредоносных и наиболее распространенных в мире дереворазрушающих грибов (Фёдоров, 1980; Негруцкий, 1986; Василяускас, 1989; Гусева, 2011; Чураков и др., 2013а). Считается, что комплекс *Heterobasidion* s.l. включает в себя 4 вида, из которых 2 встречаются в России (Korhonen, 1978; Steinlid, Rayner, 1989; Woodward et al., 1998; Korhonen, 2004). Поражение древостоев корневой губкой носит очаговый характер (Korhonen, 1978; Фёдоров, 1980; Негруцкий, 1986; Василяускас, 1989; Woodward et al., 1998).

По С. Ф. Негруцкому (1986), очаг корневой губки – это групповое поражение деревьев с явно выраженным патологическим ослаблением и усыханием, сопровождающееся ветровалом. В соответствии с Рекомендациями по защите хвойных пород от корневой губки в лесах европейской части России (2001) очагом корневой губки считается весь выдел, в котором обна-

ружены пораженные деревья. Площадь, занятая группой (куртиной) ослабленных, усыхающих и усохших деревьев, называется очагом усыхания. И. А. Алексеев (Чураков и др., 2013б) выделяет 6 категорий очагов усыхания: возникающий, формирующийся, прогрессирующе действующий, затухающий, затухший и потенциальный.

Корневой губкой чаще всего поражаются лесные культуры, созданные на старопахотных землях. В. Г. Стороженко и И. Г. Вишневская (1980) выделяют в них очаги инфекции – участки культур, в которых возбудитель болезни обладает патогенностью, позволяющей ему поражать живые деревья.

Естественные сосновые древостои поражаются корневой губкой меньше, поскольку они чаще всего формируются как разновозрастные насаждения. По данным многолетних исследований В. Г. Стороженко (2014), в разновозрастных лесах естественного происхождения сосна обыкновенная в возрасте до 40 лет практически не поражается гнилевыми болезнями, а в возрасте от 40 до 80 лет отмечаются лишь единичные поражения.

Проведенные некоторыми авторами (Гусева, 2011; Чураков и др., 2013б; Звягинцев, Волченкова, 2014; Чураков, Битяев, 2016) исследования показывают, что в очагах корневой губки имеется определенное количество деревьев сосны без признаков ослабления, которые могут располагаться в любом месте очага. Так, на приведенной в монографии С. Ф. Негруцкого (1986) схеме многолетнего очага корневой губки внешне здоровые деревья сосны располагались по периферии очага. О. Н. Гусева (2011) также отмечает, что по периметру хронически действующих очагов усыхания сохраняются хорошо развитые деревья. В то же время В. Б. Звягинцев и Г. А. Волченкова (2017) указывают на наличие устойчивых к болезни деревьев в центре очага.

Такие деревья могут быть тем генетическим потенциалом, который может дать возможность появления естественного возобновления леса в очагах корневой губки. Это особенно актуально в связи с тем, что искусственные посадки сосны чаще, чем самосев, подвергаются поражению корневой губкой. Устойчивость лесных культур к поражению корневой губкой может повышаться в связи с постепенно происходящим процессом развития флористического разнообразия на лесокультурной площади (Алексеев, 1974; Стороженко, Вишневская, 1980; Василюскас, 1989; Алексеев и др., 2001; Ахметов, 2007; Гусева, 2011;

Чураков и др., 2017). О. Н. Гусева (2011) отмечает, что в восприимчивых к первичному заражению корневой губкой насаждениях, лишенных подроста и подлеска, происходит смена состава живого напочвенного покрова: почти полностью исчезают полевые травянистые растения, такие, как тысячелистник обыкновенный – *Achillea millefolium* L., чистотел большой – *Chelidonium majalis* L. и др., но появляются в редком стоянии представители лесной флоры: грушанка зеленоцветная – *Pirola chlorantha* Sw., грушанка круглолистная – *P. rotundifolia* L., рамишия однобокая – *Ramischia sekunda* Garcke, встречаются также островки кукушкина льна малого – *Polytrichum piliferum* Schreb.

Некоторые авторы (Алексеев, 1974; Василюскас, 1989; Гусева, 2011) отмечают, что состав растительности, которая появляется в очагах усыхания, определяет скорость их затухания. Следовательно, варианты зарастания очагов усыхания разными древесно-кустарниковыми породами и травяно-моховым покровом могут быть разными.

Но наличие такого разнообразия в чистых культурах в виде живого напочвенного покрова, самосева древесно-кустарниковых пород во многом определяется лесорастительными условиями. Известно, что в сосняках лишайниковых этот процесс формирования флористического разнообразия идет очень медленно. Кроме того, в этих типах леса и сама возможность развития очагов корневой губки минимизирована (Фёдоров, 1980; Негруцкий, 1986; Звягинцев, Волченкова, 2017). Так, С. Ф. Негруцкий (1986) отмечает, что в насаждениях сосны низких бонитетов, произрастающих на бедных сухих почвах, распространение гриба практически не бывает значительным. В Рекомендациях по защите хвойных пород от корневой губки в лесах европейской части России (2001) также указывается на то, что сильнее всего подвержены поражению корневой губкой хвойные породы, произрастающие в наиболее продуктивных типах леса.

В более благоприятных местообитаниях процесс формирования флористического разнообразия идет гораздо активнее. Но в этих условиях происходит жесткая конкурентная борьба между видами растений, и культуры сосны быстро заглушаются самосевом и порослью лиственных пород, что требует вмешательства человека в виде проведения рубок ухода (Ковалёва, Собачкин, 2015; Волченкова, 2017).



При наличии в очагах корневой губки деревьев без признаков поражения патогеном можно предположить, что при благоприятных почвенно-климатических условиях и достаточном количестве здоровых семян вполне возможно естественное возобновление сосны. Успешность его будет зависеть от множества факторов биотического и абиотического характера. При этом можно рассматривать два варианта развития ситуации.

Первый вариант характерен для сосняков, растущих на богатых почвах с большим разнообразием подлеска, сопутствующих древесных пород и травянистого покрова: типы леса сложные, разнотравные, с преобладанием злаковых растений и др. При развитии очагов корневой губки в этих условиях, следствием чего является распад древостоя, в образующихся окнах полога может появиться самосев таких лиственных пород, как клен остролистный, липа мелколистная, дуб черешчатый, лещина обыкновенная. При наличии в составе древостоя березы и осины, помимо самосева этих пород, возможно появление также их поросли после рубки таких деревьев. В данных условиях самосев сосны, даже при наличии достаточного количества семян, не всегда сможет сформировать благонадежный подрост из-за высокой конкуренции с дерновыми злаками и лиственным самосевом. В конце концов, в данных лесорастительных условиях на площади очага корневой губки может произойти смена сосны на лиственные породы с единичным участием коренной породы.

В варианте сосняков на более бедных почвах (сосняки-брусничники, черничники, зеленомошники и др.) в окнах полога при распаде древостоя сосны в очагах корневой губки наряду с лиственным может сформироваться сосновый, а иногда и дубовый подрост. Сохранению такого подростка может способствовать регулярное проведение рубок ухода с целью предотвращения заглушения сосны и дуба другими лиственными породами. Постепенно на этих участках сможет восстановиться сосновый древостой с частичным участием дуба или других лиственных пород.

Поскольку зарастание распадающихся очагов корневой губки лиственными породами является часто происходящим естественным процессом смены пород, с точки зрения возобновления леса коренными породами этот процесс не вызывает значительный практический интерес. Гораздо более важным кажется вопрос о возможности появления и сохранения в очагах корневой губки самосева сосны и дуба.

Проведенные ранее исследования (Чураков и др., 2013б; Чураков, Битяев, 2016) показали, что в очагах корневой губки происходит процесс естественного возобновления леса различной степени интенсивности. При этом в очагах появляются разновозрастный и смешанный по составу самосев и подрост древесных пород.

Цель исследования – изучение породного состава, происхождения и возрастной структуры самосева и подростка древесных пород в очагах корневой губки в различных лесорастительных условиях. В соответствии с поставленной целью решались следующие задачи:

1. Выявить породный состав самосева и подростка в очагах усыхания разной степени развития.
2. Определить происхождение самосева и подростка в очагах усыхания.
3. Изучить возрастную структуру самосева и подростка в очагах усыхания.

### Объекты и методы

Исследования проводились летом 2015–2016 гг. в сосновых культурах Кузоватовского и Николаевского лесничеств Ульяновской области. В Кузоватовском лесничестве в 2015 г. были обследованы очаги усыхания сосны от корневой губки в 27-м выделе (площадью 16,3 га) 23-го квартала Кузоватовского семенного лесничества; в 2016 г. в Николаевском были исследованы очаги в 19-м выделе (площадью 31,6 га) 283-го квартала Славкинского участкового лесничества. На обследованных лесных участках в Кузоватовском участковом лесничестве были обследованы возникающие действующие и затухающие очаги усыхания, в Славкинском участковом лесничестве – действующие, затухающие и затухшие очаги.

Очаги имели округлую форму со средним диаметром 40 м. Всего было обследовано 18 очагов усыхания, по 6 штук для каждой категории усыхания в каждом лесничестве. Для сравнения на межочаговом пространстве были заложены по 6 контрольных площадей с одинаковыми очагами размером 35 x 40 м, сопоставимыми по площади с очагами усыхания. Средняя площадь очага и контрольной площади составляла 0,13 га.

Таксационная характеристика обследованного выдела в Кузоватовском семенном лесничестве: состав 8С2Б + ДН + ЛП, ед. Кл, Ос, культуры 1956 г., класс возраста сосны III, средняя высота 22 м, средний диаметр 24 см, класс бонитета I,

тип леса сосняк орляковый – ОРЛ, тип условий местопроизрастания суборь свежая – В<sub>2</sub>, полнота 0,8. Среднее число деревьев на контрольных площадях – 90 шт., на действующих очагах – 76, на затухающих – 61, на затухших – 42 шт.

Ярус подлеска довольно плотный и представлен лещиной обыкновенной – *Corylus avellana* L., рябиной обыкновенной – *Sorbus aucuparia* L., бересклетом бородавчатым – *Euonymus verrucosus* Scop. и ракитником русским – *Cytisus ruthenicus* Fisch. Травяно-кустарничковый ярус представлен папоротником – орляком обыкновенным – *Pteridium agulium* L., костяникой обыкновенной *Rubus saxatilis* L., брусникой обыкновенной – *Vaccinium vitis-idaea* L., земляникой обыкновенной – *Fragaria vesca* L., ландышем майским – *Convallaria majalis* L., купеной лекарственной – *Polygonatum odoratum* L., грушанкой круглолистной – *Pyrola rotundifolia* L., чины весенней – *Lathyrus vernus* Bernh., рамишией однобокой – *Ramischia secunda* Grcke (L.), геранью лесной – *Geranium sylvaticum* L., фиалкой собачьей – *Viola canina* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 70 %. Ярус зеленых мхов слабо выражен и представлен *Pleurocium schreberi* L. и *Dicranum undulatum* L. Почва скрытоподзолистая, супесчаная.

Таксационная характеристика обследованного выдела в Славкинском участковом лесничестве: состав 10С + Б + СЕ ед. Кл, Д, Ос, Л, культуры 70 лет, класс возраста сосны IV, средняя высота 26 м, средний диаметр 24 см, класс бонитета I, тип леса сосняк брусничный – *Pinetum vacciniosum*, тип условий местопроизрастания суборь свежая – В<sub>2</sub>, полнота 0,7. Среднее число деревьев на контрольных площадях – 87 шт., на действующих – 73, на затухающих – 64, на затухших – 48 шт. Почва скрытоподзолистая, супесчаная.

Ярус подлеска сильно разрежен и представлен лещиной обыкновенной – рябиной обыкновенной – *Sorbus aucuparia* L., бересклетом бородавчатым – *Euonymus verrucosus* Scop. и единично ракитником русским – *Cytisus ruthenicus* Fisch.

Травяно-кустарничковый ярус представлен брусникой обыкновенной – *Vaccinium vitis-idaea* L., черникой – *V. myrtillus* L., костяникой обыкновенной *Rubus saxatilis* L., земляникой обыкновенной – *Fragaria vesca* L., ландышем майским – *Convallaria majalis* L., купеной лекарственной – *Polygonatum odoratum* L., гру-

шанкой круглолистной – *Pyrola rotundifolia* L., рамишией однобокой – *Orthilia secunda* Grcke, геранью лесной – *Geranium sylvaticum* L., фиалкой собачьей – *Viola canina* L. Общее проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляет в среднем 40 %. Ярус зеленых мхов слабо выражен и представлен *Pleurocium schreberi* L. и *Dicranum undulatum* L.

В исследуемых очагах и на контрольных площадках были заложены ленточные пробные площади размером 25 x 2 м, по одной на каждой пробе. На них был проведен учет самосева и подроста сосны и лиственных пород. При этом пневая поросль лиственных пород после выборочной санитарной рубки учитывалась по числу пней с порослью, а каждый корневой отпрыск осины – как самостоятельное растение. Подлесок из кустарников не учитывался. Количество самосева и подроста во всех вариантах приводится на площадь 50 м<sup>2</sup>.

Результаты исследований обрабатывались статистическим методом с определением среднего арифметического  $\bar{X}$  и ошибки среднего  $S_{\bar{x}}$ .

## Результаты и обсуждение

Наличие самосева и подроста в очагах усыхания сосновых насаждений от корневой губки важно не только с точки зрения общего лесовосстановления, но и с позиций перспектив сохранения коренных пород на лесной площади. Поскольку в условиях лесостепи главными и наиболее хозяйственно ценными лесообразующими породами являются сосна обыкновенная и дуб черешчатый, то вполне понятно, что речь идет прежде всего о наличии и сохранении в очагах усыхания молодого поколения именно этих пород. С биологической точки зрения важно также появление и сохранение в очагах усыхания самосева и подроста других лиственных пород (клена, березы, липы, осины) как более устойчивых к корневой губке. Кроме того, с практической точки зрения очень важно выявить характер влияния лесорастительных условий на возможность естественного лесовозобновления в очагах корневой губки, на количественную и качественную стороны этого процесса.

В табл. 1 представлены данные по породному составу самосева и подроста древесных пород в очагах усыхания от корневой губки в сосняках орляковых (Кузоватовское семенное лесничество) и сосняках брусничных (Славкинское участковое лесничество).

## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ САМОСЕВА И ПОДРОСТА ПО ПОРОДАМ

Вид проб	Количество самосева и подроста, шт.							Итого
	Хвойные	Лиственные						
		Сосна	Всего	Дуб	Клен	Береза	Осина	
Кузоватовское семенное лесничество								
К	6±0,3	19	4±0,2	5±0,3	4±0,2	3±0,1	3±0,1	25
О <sub>в</sub>	8±0,4	16	3±0,1	4±0,2	3±0,1	4±0,2	2±0,1	24
О <sub>д</sub>	10±0,5	16	2±0,1	5±0,2	4±0,2	3±0,2	2±0,2	26
О <sub>з</sub>	14±0,4	15	2±0,2	3±0,1	5±0,2	3±0,1	2±0,1	29
Ср <sub>о</sub>	11	15	2	4	4	3	2	26
Славкинское участковое лесничество								
К	25±0,4	39	9±0,3	10±0,3	9±0,2	7±0,2	4±0,1	64
О <sub>д</sub>	26±0,3	43	8±0,2	11±0,4	11±0,4	8±0,3	5±0,2	69
О <sub>з</sub>	28±0,4	40	6±0,1	11±0,3	10±0,3	6±0,2	7±0,3	68
О <sub>т</sub>	31±0,5	37	8±0,3	9±0,3	9±0,3	5±0,1	6±0,2	68
Ср <sub>о</sub>	28	40	8	10	10	6	6	68

П р и м е ч а н и е. Сокращения: К – контроль, О<sub>в</sub> – очаг возникающий, О<sub>д</sub> – очаг действующий, О<sub>з</sub> – очаг затухающий, О<sub>т</sub> – очаг затухший Ср<sub>о</sub> – среднее по очагам.

Из данных табл. 1 видно, что в Кузоватовском семенном лесничестве в контрольном варианте самосев и подрост сосны представлен 24 % от общего количества самосева и подроста на исследуемых объектах. В возникающих очагах усыхания самосев и подрост хвойных пород, в данном случае сосны, составляет 33 %. В действующих очагах молодое поколение сосны составляет 38 %, а в затухающих – уже 48 % от общего количества самосева и подроста.

В Славкинском участковом лесничестве в контрольном варианте самосев и подрост сосны представлен 39 % от общего количества самосева и подроста на исследуемых объектах. В действующих очагах усыхания самосев и подрост сосны составляет 38 %. В затухающих очагах молодое поколение сосны составляет 41 %, а в затухших – уже 45 % от общего количества самосева и подроста.

Увеличение самосева сосны в очагах усыхания в обоих лесничествах связано, по нашему мнению, со следующими факторами. Во-первых, в очагах усыхания и за его пределами имеется достаточное количество вполне здоровых деревьев сосны, которые могут быть источником семян для естественного возобновления. Во-вторых, по мере распада древостоя в очаге усыхания снижается полнота, появляются окна и прогалины, в которых создаются более подходящие условия для появления самосева сосны. Большее количество самосева сосны в Славкин-

ском участковом лесничестве связано, по-видимому, с меньшей конкуренцией всходов сосны с травянистой растительностью, проективное покрытие которой составляет здесь всего 40 %, по сравнению с 70 % в Кузоватовском семенном лесничестве. Кроме того, обилие и разнообразие видов травянистых растений в Славкинском участковом лесничестве гораздо беднее, чем в Кузоватовском семенном лесничестве.

Среди лиственных древесных пород в Кузоватовском семенном лесничестве наибольшим количеством представлено молодое поколение клена остролистного и березы повислой. Они составляют, соответственно, в возникающих очагах 25 и 19 %; в действующих – 31 и 25 %; в затухающих – 20 и 33 %; на контрольных участках – 26 и 21 % от общего количества самосева и подроста лиственных пород.

В Славкинском участковом лесничестве среди лиственных древесных пород наибольшим количеством представлено молодое поколение клена остролистного и березы повислой. Они составляют, соответственно, в действующих очагах по 26 %, в затухающих – 28 и 25 %; в затухших – по 29 %; на контрольных участках – 26 и 23 % от общего количества самосева и подроста лиственных пород.

Поскольку дуб представляет наряду с сосной наибольшую хозяйственную ценность, по сравнению с другими лиственными породами в изучаемом регионе, очень важно выявить

долю его участия в процессах естественного лесовозобновления вообще и в очагах усыхания в частности. Это актуально и важно не только в плане общего лесовосстановления, но и с точки зрения появления насаждений из древесных пород, устойчивых к корневой губке. В обследованных насаждениях Кузоватовского семенного лесничества самосев и подрост дуба составил в контроле 21 %, в возникающих очагах – 19 %, в действующих – 12 % и в затухающих – 13 %. В Славкинском участковом лесничестве доля дубового самосева и подроста составляет: на контрольных площадках 23 %, в действующих очагах – 19 %, в затухающих – 15 % и в затухших – 22 % от общего количества молодого поколения лиственных пород.

Представляет практический интерес соотношение семенного и порослевого возобновления лиственных пород в очагах усыхания от корневой губки. Результаты учета семенного и порослевого возобновления лиственных пород представлены в табл. 2.

Данные табл. 2 показывают, что в Кузоватовском семенном лесничестве на контрольных площадках семенное возобновление лиственных пород значительно превосходит по количеству порослевое и составляет в среднем 68 % от общего количества. При этом необходимо отметить, что в изучаемых насаждениях клен остролистный представлен самосевом и подростом только семенного происхождения, а осина только корневыми отпрысками.

В среднем по всем очагам усыхания доля семенного возобновления составляет 69 % от общего количества самосева и подроста. Клен остролистный и липа мелколистная в очагах усыхания представлены только самосевом и подростом семенного происхождения, а осина корневыми отпрысками. Самосев и подрост дуба и березы представлен в основном семенным поколением: дуб – 67 %, береза – 75 %.

В Славкинском участковом лесничестве на контрольных площадках семенное возобновление лиственных пород значительно превосходит по количеству порослевое и составляет в среднем 77 % от общего количества. При этом необходимо отметить, что в изучаемых насаждениях дуб и клен остролистный представлены самосевом и подростом только семенного происхождения, а осина только корневыми отпрысками.

В среднем по всем очагам усыхания доля семенного возобновления составляет 77 % от общего количества самосева и подроста. Что касается соотношения семенного и порослевого поколений в конкретных очагах усыхания, то оно выглядит следующим образом: в действующих и затухающих очагах семенное поколение составляет 77 %, в затухших – 75 %. Дуб и клен остролистный в очагах усыхания представлены только самосевом и подростом семенного происхождения, а осина корневыми отпрысками. Самосев и подрост березы и липы представлены в основном семенным поколением: береза – 90 %, липа – 67 %.

Т а б л и ц а 2

#### СООТНОШЕНИЕ СЕМЕННОГО И ПОРОСЛЕВОГО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД В ОЧАГАХ КОРНЕВОЙ ГУБКИ

Вид проб	Количество самосева и подроста, шт.											
	Дуб		Клен		Береза		Осина		Липа		Всего	
	С	П	С	П	С	П	С	П	С	П	С	П
Кузоватовское семенное лесничество												
К	3±0,3	1±0,2	5±0,4	0	3±0,2	1±0,2	0	3±0,3	2±0,2	1±0,2	13	6
О <sub>в</sub>	2±0,2	1±0,2	4±0,3	0	3±0,3	0	0	4±0,3	2±0,2	0	11	5
О <sub>д</sub>	2±0,1	0	5±0,3	0	3±0,2	1±0,1	0	3±0,2	2±0,1	0	12	4
О <sub>з</sub>	1±0,2	1±0,2	3±0,3	0	4±0,3	1±0,2	0	3±0,2	1±0,2	1±0,1	9	6
Ср <sub>о</sub>	2	1	4	0	3	1	0	3	2	0	11	5
Славкинское участковое лесничество												
К	9±0,4	0	10±0,3	0	8±0,2	1±0,2	0	7±0,3	3±0,2	1±0,2	30	9
О <sub>д</sub>	8±0,2	0	11±0,4	0	10±0,4	1±0,1	0	8±0,3	4±0,2	1±0,1	33	10
О <sub>з</sub>	6±0,1	0	11±0,5	0	9±0,3	1±0,1	0	6±0,2	5±0,1	2±0,2	31	9
О <sub>т</sub>	8±0,3	0	9±0,3	0	7±0,3	2±0,2	0	5±0,2	4±0,2	2±0,2	28	9
Ср <sub>о</sub>	8	0	10	0	9	1	0	6	4	2	31	9



## РАСПРЕДЕЛЕНИЕ САМОСЕВА И ПОДРОСТА ПО ВОЗРАСТНЫМ ГРУППАМ

Вид проб	Количество самосева и подроста, шт.											
	Сосна		Дуб		Клен		Береза		Липа		Всего	
	< 2	> 2	< 2	> 2	< 2	> 2	< 2	> 2	< 2	> 2	< 2	> 2
Кузоватовское семенное лесничество												
К	4±0,3	2±0,2	2±0,2	1±0,2	2±0,2	3±0,3	1±0,2	2±0,2	1±0,1	1±0,2	10	9
О <sub>в</sub>	5±0,2	3±0,3	1±0,1	1±0,1	2±0,1	2±0,2	2±0,2	1±0,1	2±0,2	0	12	7
О <sub>д</sub>	8±0,3	2±0,2	1±0,1	1±0,1	3±0,2	2±0,2	2±0,2	1±0,1	1±0,2	1±0,2	15	7
О <sub>з</sub>	12±0,4	2±0,2	1±0,2	0	2±0,2	1±0,1	2±0,2	2±0,3	0	1±0,1	17	6
Ср <sub>о</sub>	8	2	1	1	2	2	2	1	1	1	14	7
Славкинское участковое лесничество												
К	14±0,4	11±0,3	6±0,2	3±0,2	6±0,3	4±0,2	5±0,3	3±0,2	2±0,1	1±0,1	33	55
О <sub>д</sub>	18±0,5	8±0,3	4±0,2	4±0,2	7±0,3	4±0,2	6±0,4	4±0,3	2±0,2	2±0,1	37	22
О <sub>з</sub>	20±0,5	8±0,4	3±0,1	3±0,2	6±0,2	5±0,2	4±0,2	5±0,4	3±0,2	2±0,2	36	23
О <sub>т</sub>	27±0,6	4±0,2	4±0,2	4±0,3	5±0,2	4±0,3	4±0,3	3±0,2	2±0,2	2±0,1	42	17
Ср <sub>о</sub>	22	6	4	4	6	4	5	4	2	2	39	20

С точки зрения перспектив развития и сохранения подроста в будущем важно выяснить характер распределения его по возрастным группам (табл. 3).

Полученные результаты показывают, что на контрольных участках и в очагах усыхания Кузоватовского семенного лесничества самосев сосны в возрасте до 2 лет количественно преобладает над молодым поколением старше 2-летнего возраста. Причем этот разрыв резко увеличивается в очагах усыхания по мере их развития от возникающих к затухающим. Так, если на контрольных площадках самосев до 2 лет составляет 67 % от общего количества самосева, то в возникающих очагах этот показатель равен 63 %, в действующих – 80 %, в затухающих – 86 %.

В Славкинском участковом лесничестве на контрольных участках самосев сосны обеих возрастных групп распределяется примерно поровну: 56 % до 2 лет и 44 % старше 2 лет. В очагах усыхания самосев сосны в возрасте до 2 лет количественно преобладает над молодым поколением старше 2-летнего возраста.

Причем этот разрыв резко увеличивается в очагах усыхания по мере их развития от действующих к затухшим. Так, если на контрольных площадках самосев до 2 лет составляет 56 % от общего количества самосева, то в действующих очагах этот показатель равен 69 %, в затухающих – 71 %, в затухших – 87 %.

Следовательно, можно констатировать, что хотя при наличии плодоносящих деревьев сосны и при благоприятных условиях в очагах усыхания появляется довольно приличное количество

одно-двулетнего самосева сосны, сохранность его в дальнейшем находится под большим вопросом. Такое положение, по-видимому, связано с тем, что часть самосева погибает, не выдерживая конкуренции с другими древесными породами и травянистой растительностью, а большая его часть прекращает свой рост и развитие из-за высокого инфекционного фона в очагах усыхания. На это указывает значительное снижение количества самосева сосны на следующий год после его появления.

Анализируя полученные результаты, можно обратить внимание на следующее: в сосняке брусничном Славкинского участкового лесничества учтенное количество самосева и подроста всех древесных пород (хвойных и лиственных) превосходит в два с лишним раза молодое поколение в Кузоватовском семенном лесничестве, хотя тип условий местопрорастания ( $B_2$ ) и тип почвы (скрытоподзолистая, супесчаная) в обследованных выделах совпадают. По нашему мнению, это связано со следующими обстоятельствами. В сосняке орляковом живой напочвенный покров, представленный травяно-кустарничковым ярусом, более разнообразный и многочисленный (проективное покрытие 70 %), чем в сосняке брусничном (проективное покрытие 40 %). Кроме того, в сосняке орляковом более многочисленный и плотный кустарниковый подлесок, по сравнению с подлеском в сосняке брусничном, где он сильно разрежен. Следовательно, в сосняке брусничном самосев и подрост основных лесобразующих древесных пород испытывает меньшее конкурирующее влияние со стороны травяно-кус-

тарничкового яруса и подлеска. К тому же малое проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса и разреженность подлеска в сосняке брусничном создают более благоприятные условия для появления и роста самосева древесных пород.

### Выводы

1. В Кузоватовском семенном лесничестве в контрольном варианте самосев и подрост сосны представлен 24 % от общего количества самосева и подроста на исследуемых объектах. В возникающих очагах усыхания самосев и подрост хвойных пород, в данном случае сосны, составляет 33 %. В действующих очагах молодое поколение сосны составляет 38 %, а в затухающих – уже 48 % от общего количества самосева и подроста.

2. В Славкинском участковом лесничестве в контрольном варианте самосев и подрост сосны представлен 39 % от общего количества самосева и подроста на исследуемых объектах. В действующих очагах усыхания самосев и подрост сосны составляет 38 %. В затухающих очагах молодое поколение сосны составляет 41 %, а в затухших – уже 45 % от общего количества самосева и подроста.

3. В Кузоватовском семенном лесничестве на контрольных площадках семенное возобновление лиственных пород значительно превосходит по количеству порослевое и составляет в среднем 68 % от общего количества. В среднем по всем очагам усыхания доля семенного возобновления составляет 69 % от общего количества самосева и подроста.

4. В Славкинском участковом лесничестве на контрольных площадках семенное возобновление лиственных пород значительно превосходит по количеству порослевое и составляет в среднем 77 % от общего количества. В среднем по всем очагам усыхания доля семенного возобновления составляет 77 % от общего количества самосева и подроста.

5. На контрольных участках и в очагах усыхания Кузоватовского семенного лесничества самосев сосны в возрасте до 2 лет количественно преобладает над молодым поколением старше 2-летнего возраста.

6. В Славкинском участковом лесничестве на контрольных участках самосев сосны обеих возрастных групп распределяется примерно поровну: 56 % до 2 лет и 44 % старше 2 лет. В очагах усыхания самосев сосны в возрасте до 2 лет количественно преобладает над молодым поколением старше 2-летнего возраста.

7. Из лиственных пород наибольшим количеством в обоих лесничествах представлены самосев и подрост клена остролистного и березы повислой от общего количества молодого поколения лиственных пород.

8. В Кузоватовском семенном лесничестве на контрольных участках и в очагах усыхания самосев сосны в возрасте до 2 лет количественно преобладает над молодым поколением старше 2-летнего возраста. Причем этот разрыв резко увеличивается в очагах усыхания по мере их развития от возникающих к затухающим.

9. В Славкинском участковом лесничестве на контрольных участках самосев сосны обеих возрастных групп распределяется примерно поровну: 56 % до 2 лет и 44 % старше 2 лет. В очагах усыхания самосев сосны в возрасте до 2 лет количественно преобладает над молодым поколением старше 2-летнего возраста.

10. Резкое сокращение количества самосева и подроста сосны старше 2 лет по мере развития очагов усыхания указывает на то, что в них происходит значительный отпад сосны в результате острой конкуренции с другими древесно-кустарниковыми породами и травянистой растительностью, а большая часть самосева прекращает свой рост и развитие из-за высокого инфекционного фона в очагах усыхания.

11. В сосняке брусничном Славкинского участкового лесничества учтенное количество самосева и подроста всех древесных пород (хвойных и лиственных) превосходит в 2 с лишним раза молодое поколение в Кузоватовском семенном лесничестве, хотя тип условий местопрорастания ( $B_2$ ) и тип почвы (скрытоподзолистая, супесчаная) в обследованных выделах совпадают.

12. Можно утверждать, что в данных лесорастительных условиях в очагах усыхания трудно ожидать сохранения достаточного количества благонадежного подроста сосны, и, вполне вероятно, в них произойдет смена сосны на лиственные древесные породы, более устойчивые к корневой губке: дуб, клен и липу с примесью березы и осины.

### ЛИТЕРАТУРА

Авров Ф. Д. Восстановление устойчивых лесных насаждений // Лесное хозяйство. 2000. № 2. С. 33–35.

Алексеев И. А. Научные основы лесохозяйственных мер борьбы с корневой губкой в лесах Полесья и лесостепи УССР: Автореф. дис. ... докт. с-х. наук. Л., 1974. 35 с.

Алексеев И. А., Кусакин А. В., Коток О. Н. Определение показателей биоразнообразия в насаждениях

как объективных факторов устойчивого ведения лесного хозяйства // Рациональное использование лесных ресурсов: Материалы междунар. конф. Йошкар-Ола: МарГТУ, 2001. С. 36–38.

Ахметов В. М. Корневые гнили сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) в Нижнем Прикамье и меры по снижению их вредоносности: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола: ИИЦ «Марий-стат», 2007. 22 с.

Василяускас А. П. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс, 1989. 176 с.

Волченкова Г. А. Биоэкологические особенности развития фитопатогенного базидиомицета *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. и обоснование контроля пёстрой ситовой гнили корней сосны: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 2017. 24 с.

Головацкая Е. А. Биомасса и продукция древесного яруса сосново-кустарничково-сфагновых болот южной тайги Западной Сибири // Лесоведение. 2017. № 2. С. 102–110.

Гусева О. Н. Поражение корневой губкой чистых и смешанных культур сосны в условиях экологического стресса: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Йошкар-Ола, 2011. 23 с.

Демичева Н. В., Денисов С. А., Егоров В. М. К выбору способов восстановления сосняков Пензенской области // Лесн. журн. 2011. № 1. С. 35–39.

Звягинцев В. Б., Волченкова Г. А. Трансформация патогенеза корневой губки при интенсификации лесного хозяйства // Грибные сообщества лесных экосистем. Т. 4. М.; Петрозаводск, 2014. С. 15–25.

Калачёв А. А., Залесов С. В. Особенности послепожарного восстановления древостоев пихты сибирской в условиях рудного Алтая // Лесн. журн. 2016. № 2. С. 19–28.

Ковалёва Н. М., Собачкин Р. С. Напочвенный покров сосны после выборочных рубок в сосняках Красноярской лесостепи // Лесоведение. 2015. № 2. С. 105–112.

Коновалова М. Е. Восстановительная динамика леса на сплошных вырубках горных кедровников Южной Сибири // Лесоведение. 2015. № 4. С. 267–274.

Кутявин И. Н., Бобкова К. С. Биологическая продуктивность сосновых фитоценозов Северного Приуралья (Республика Коми) // Лесоведение. 2017. № 1. С. 3–16.

Кутявин И. Н., Торлопова Н. В. Состояние древостоев и подростов сосновых фитоценозов бассейна верхней и средней Печоры // Лесоведение. 2016. № 4. С. 254–256.

Негрусский С. Ф. Корневая губка. М.: Агропромиздат, 1986. 196 с.

Петухов И. Н., Немчинова А. В. Ветровальные нарушения лесного покрова в Костромской области и на сопредельных территориях в 1984–2011 гг. // Лесоведение. 2014. № 6. С. 16–24.

Рекомендации по защите хвойных пород от корневой губки в лесах европейской части России. Пушкино: ВНИИЛМ, 2001. 12 с.

Романов Е. М., Смышляева М. И., Краснов В. Г., Мухоморов Д. И. Выращивание однолетних сеянцев дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) с закрытой корневой системой на различных питательных субстратах // Вестн. Поволжск. ГТУ. Сер. Лес. Экология. Природопользование. 2017. № 3 (35). С. 26–36.

Собачкин Д. С., Бенькова А. В., Собачкин Р. С., Бенькова В. Е. Биометрические показатели деревьев в сосновых молодняках естественного и искусственного происхождения // Лесоведение. 2013. № 6. С. 17–25.

Стороженко В. Г. Грибная биотрофная дереворазрушающая биота в лесных экосистемах Европейской России // Ульяновский медико-биол. журн. 2017. № 1. С. 145–152.

Стороженко В. Г. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула: Гриф и К, 2014. 184 с.

Стороженко В. Г., Вишневская И. Г. Диагностика пораженных сосновых культур корневой губкой // Защита леса от вредителей и болезней. М., 1980. С. 192–201.

Фёдоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесная промышленность, 1980. 160 с.

Федорчук В. Н., Шорохов А. А., Шорохова Е. В., Кузнецова М. Л. Динамика коренных еловых лесов Европейской России // Лесоведение. 2014. № 2. С. 11–19.

Чеботарёв П. А., Чеботарёва В. В., Стороженко В. Г. Структура и состояние древостоев в дубравах Теллермановского опытного лесничества // Лесоведение. 2016. № 5. С. 375–382.

Чураков Б. П., Битяев С. Г. К вопросу возможности естественного возобновления в очагах корневой губки // Мониторинг и биологические методы контроля вредителей и патогенов древесных растений: от теории к практике: Материалы Всерос. конф. с междунар. уч. (Москва, 18–22 апреля 2016 г.). Красноярск, 2016. С. 249–250.

Чураков Б. П., Алексеев И. А., Чураков Д. Б. Лесная фитопатология. Ульяновск: Изд-во УлГУ, 2013а. 476 с.

Чураков Б. П., Маслов В. Д., Чураков Р. А. Влияние корневой губки на древесную продукцию сосны в очагах болезни // Вестн. УГСХА. 2013б. № 4. С. 56–66.

Чураков Б. П., Битяев С. Г., Чураков Р. А. Возможности естественного лесовозобновления в очагах корневой губки // Ульяновский медико-биол. журн. 2017. № 1. С. 153–161.

Korhonen K. Intersterility groups of *Heterobasidion annosum*. Helsinki, 1978. 25 p.

Korhonen K. Fungi belonging to the genera *Heterobasidion* and *Armillaria* in Eurasia // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы 6-й междунар. конф. М.; Петрозаводск, 2004. С. 89–114.

Steinlid J., Rayner A. D. M. Environmental and endogenous controls of developmental pathways: Variation and its significance in the forest pathogen, *Heterobasidion annosum* // New Phytol. 1989, 113, N 3. P. 245–258.

Woodward S., Steinlid J., Karjalainen R. *Heterobasidion annosum*: biology, ecology, impact and control. CAB International. New York, 1998. 589 p.

---

---

## ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ РАЗНООБРАЗИЯ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ АРКТИЧЕСКОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА

А. Г. Ширяев

*Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург*

Высокоширотные экосистемы – одни из наиболее уязвимых по отношению к происходящим глобальным изменениям климата. Многочисленные данные, полученные за последние 15 лет, свидетельствуют о «позеленении» Арктики и существенном росте «бореальных» таксонов в биоте арктической границы леса (АГЛ) (Юрцев и др., 2004; Hofgaard et al., 2012; Walker et al., 2012). В настоящий момент остро стоит вопрос выбора групп организмов, которые могут выступать в качестве «моделей» для мониторинга подобных изменений. Такие исследования уже проведены на примере различных групп растений и животных (Gaston, 2000), но представители царства грибов в них не участвовали, в основном из-за ограничений знаний об их распределении в локальном и континентальном масштабах. Тем не менее в последние два десятилетия существенно повысился интерес к проблеме оценки разнообразия микобиоты в глобальном масштабе (Tedersoo et al., 2014; Peay et al., 2016), а из арктических регионов планеты в текущем десятилетии получено много актуальной информации (Ширяев, 2013, 2015; Dahlberg et al., 2013; Змитрович, Ежов, 2015).

Афиллофоровые грибы (*Basidiomycota*) – одна из крупнейших групп макромицетов, широко распространенная в лесах Северной Евразии. При этом входящие в их состав биоморфы – кортициоидные и пороидные грибы – наиболее богаты в неморальных и бореальных лесах, тогда как в высокоширотных безлесных районах на лидирующие позиции выходят клавариоидные грибы (Shiryayev, Mukhin, 2010; Ширяев, 2014), так как большинство их видов формируют базидиомы на почве и подстилке. Более того, только виды биоморфы – клавариоидные грибы – способны образовывать плодовые тела в естественных условиях полярных пустынь как

в Арктике, так и Антарктике (Ширяев, 2014, 2015). Следовательно, среди всех групп афиллофороидных грибов клавариоидные наиболее адаптированы к существованию в самых холодных областях глобального температурного градиента. Роды клавариоидных – *Typhula* и *Multiclavula*, имеющие склеротиоидную и базидиолишайниковую жизненные стратегии, соответственно, наиболее адаптированы к суровым условиям высоких широт среди всех афиллофоровых макромицетов.

Клавариоидные грибы (в англоязычной литературе *club-like* и *coral-like*) распространены на всех континентах, от полярных пустынь и высокогорных ледников до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов. Данная группа содержит около 660 видов (Index Fungorum, 2018). Это макромицеты, характеризующиеся заметными крупными видимыми базидиомами, достигающими 20 кг и 0,6 м в диаметре (виды рода *Sparassia*), которые долгое время могут сохраняться в гербариях. Клавариоидные объединяют три основные функциональные группы грибов: паразиты, сапротрофы и симбионты (включая микоризообразователей и базидиолишайники), они участвуют в ключевых процессах биосферы. Клавариоидные грибы – филогенетически полифилетическая группа (Hibbett et al., 2007). В мире они представлены 41 родом (самые богатые – *Ramaria*, *Typhula*, *Clavaria*).

Пространственное изменение разнообразия микобиоты традиционно изучается на широтном или высотном градиенте, а долготный градиент континентальности хотя и демонстрирует четкие закономерности изменения, редко используется в микгеографических исследованиях. Наши исследования показывают, что в лесной зоне Северной Евразии широтные и долготные



изменения видового богатства биоты клавариоидных грибов относительно сходны (Ширяев, 2014), следовательно, они могут выступать модельной группой для изучения пространственной дифференциации микобиоты. Данная работа – это продолжение наших исследований пространственного распределения таксономического и экологического разнообразия клавариоидных грибов в высоких широтах Северного полушария (Shiryaev, 2006, 2017, 2018; Shiryaev, Mukhin, 2010; Ширяев, 2013, 2015; Ширяев и др., 2016).

Основные цели работы: 1) оценить разнообразие биоты клавариоидных грибов в долготных секторах евразийской арктической границы леса (АГЛ) на региональном и локальном уровнях; 2) установить основные биоклиматические параметры, формирующие разнообразие микобиоты лесотундры; 3) дать ответ на вопрос – структура микобиоты АГЛ в двух сравниваемых масштабах более схожа с тундровой или таежной микобиотой.

### Материалы и методы

Лесотундра Евразии простирается от берегов Атлантического океана до Тихого (Walker et al., 2005; Ermakov, Bohn, 2011). В Европе АГЛ расположена примерно на 70° с.ш. (северная Норвегия) и пересекает Евразию до северной Камчатки (на 60° с.ш.), протяженность порядка 6670 км.

Климат АГЛ характеризуется большими различиями в долготном направлении, что особенно очевидно при сравнении секторов, расположенных в океаническом и ультраконтинентальном климатах (Rivas-Martinez et al., 2011), например, между арктическими частями Фенноскандии и Якутии. Субарктическая часть Якутии имеет самую низкую температуру в северном полушарии (–71 °C), в результате чего эту область называют «полюсом холода», являющимся самым холодным постоянно населенным районом мира. Здесь также отмечена наивысшая разница между максимальной и минимальной температурой (около 107 °C). Эти параметры отражают самый континентальный климат на Земле (Борисов, 1959). Климатическая континентальность, измеренная как индекс континентальности Конрада (Oliver, 2005), отражает разницу между среднегодовой температурой самого жаркого (июль) и самого холодного месяца (январь) с поправкой на широту. Этот показатель имеет максимальный параметр (100 %) в ультраконтинентальной части и ноль в гиперокеаническом климате. В Евразийском АГЛ этот показатель колеблется от 72 % в северной Якутии до 14 % в Фенноскандии.

С ростом континентальности закономерно изменяются и другие климатические показатели, например, снижаются среднегодовая температура и осадки, растут площадь территорий с вечной мерзлотой и ее толщина (табл. 1). Это приводит к изменению структуры растительности: во влажном морском климате Фенноскандии преобладают смешанные хвойные леса (с *Pinus* и *Picea*) и лиственными деревьями (*Betula*), тогда как в ультраконтинентальной Якутии распространены тундро-степные мезоксерофильные луга и редколесья, представленные лиственничниками и кедровым стлаником (Ermakov, Bohn, 2011). Ультраконтинентальный климат характеризуется самым низким уровнем осадков для АГЛ, схожим со степными и умеренными/тропическими полупустынями. Такие очевидные биоклиматические изменения позволяют разделить АГЛ на семь долготных секторов (см. табл. 1).

**Сбор материала.** Видовое богатство клавариоидных грибов исследовано в семи долготных секторах вдоль АГЛ Евразии (каждый в среднем размером 100 тыс. км<sup>2</sup>) (Shiryaev, 2018). Внутри каждого сектора изучено 37 локалитетов (площадью по 100 км<sup>2</sup>): 6 локалитетов находятся в секторе Атлантики (Фенноскандия) и Тихого океана (Чукотка) и 5 – в каждом из континентальных секторов (Канин-Печора, Урал, Ямало-Гыдан, Таймыр, Якутия) (рис. 1).

Каждый долготный сектор изучался не менее 15 лет. Локалитеты внутри этих секторов выбраны произвольно и имеют форму квадрата (10 × 10 км) или круга (радиус 5,6 км). Допускаются вариации формы – например, прямоугольник (20 × 5 км). В идеале каждый локалитет исследовался 30 человеко-дней в течение 3 лет (за прошедшие 15 лет) разными исследователями. Также для составления списка грибов в локалитетах данные заимствованы из опубликованных материалов различных исследователей, использована информация из многочисленных баз данных и гербариев. Примеры выбора локалитетов и сбора материала приведены в следующих публикациях: Shiryaev, Kotiranta (2015); Ширяев (2016) (ЗБС); Ширяев, Руоколайнен (2017); Shiryaev (2017, 2018).

Для наиболее изученных локалитетов в лесотундре использован параметр «90 % от числа единиц учета» как единица измерения при оценке

**БИОКЛИМАТИЧЕСКИЕ ПАРАМЕТРЫ В СЕМИ ДОЛГОТНЫХ СЕКТОРАХ  
ВДОЛЬ АРКТИЧЕСКОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА ЕВРАЗИИ**

Параметры	Долготный сектор						
	Фенно- скандия	Канино- Печора	Урал	Ямало- Гыдан	Таймыр	Якутия	Чукотка
Индекс континентальности (%)	14	33	40	45	49	72	53
Среднегодовая температура (°C)	+1,8	–0,2	–4,1	–6,6	–8,5	–13,7	–4,4
Среднегодовая температура января (°C)	–2,4	–12,5	–22,3	–29,1	–41,2	–51,6	–26,6
Абсолютная минимальная температура (°C)	–21,3	–33,2	–48,4	–52,5	–60,7	–65,3	–55,1
Сумма температур выше +10 °C $\Sigma t > +10\text{ }^{\circ}\text{C}$	1800	1480	1350	910	740	460	1300
Среднегодовые осадки (мм)	716	645	626	403	409	257	460
Среднее число дней без заморозков	220	100	83	68	42	29	77
Площадь с вечной мерзлотой (%)	10	35	60	77	100	100	93
Толщина мерзлоты (м)	< 50	< 50	100	100–300	300–500	> 500	100–300
pH почвы	3,6–4,9	3,5–4,7	3,6–4,8	3,4–4,5	3,4–4,5	3,4–4,4	3,5–4,7
Общее число видов цветковых растений в секторе	548	515	551	407	502	547	808
Среднее число видов цветковых растений в локалитете	229,0	210,5	226,8	163,7	171,7	201,4	322,6

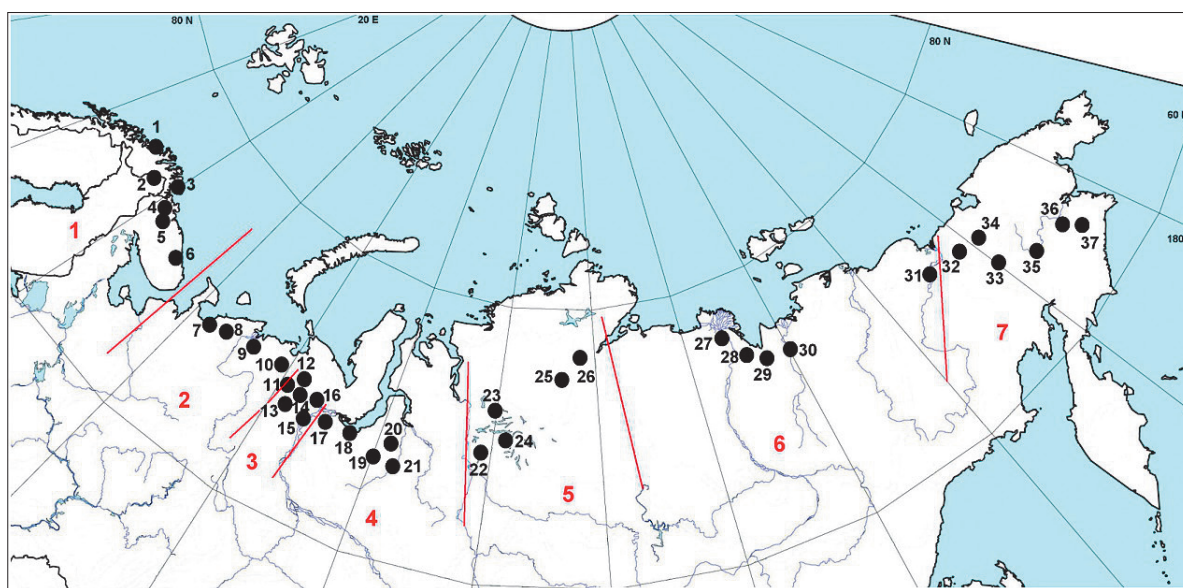


Рис. 1. Схематическое распределение 37 локалитетов в семи долготных секторах арктической границы леса (по: Shiryayev, 2018). Сектора: 1 – Фенноскандия; 2 – Канино-Печора; 3 – Полярный Урал; 4 – Ямало-Гыдан; 5 – Таймыр; 6 – Якутия; 7 – Чукотка

минимально необходимого числа единиц учета (собранные образцы, заметки в дневнике, фотографии и т. д.), выявленных в каждом локалитете. Для приморского и ультраконтинентального климата необходимо было собрать различное

число единиц учета (т. е. приложить различное выборочное усилие). Например, в наиболее изученном локалитете Фенноскандии – Сантарви (Мурманская область, Печенгский район, 69°30' с.ш., 31°20' в.д.) выявлено 47 видов грибов,

представленных 450 единицами учета (полевые образцы, фотографии и заметки в дневниках). 90 % от 450 составляет 405 единиц учета. Следовательно, в данном исследовании в Фенноскандийском секторе анализируются данные из локалитетов, в которых собрано не менее 405 единиц учета. В суровом ультраконтинентальном климате Якутии наиболее хорошо изучен локалитет Усть-Куйга (Усть-Янский р-н, 70°00' с.ш., 135°36' в.д.). Применение правила «90 %» свидетельствует о том, что в данных биоклиматических условиях можно анализировать локалитеты, в которых выявлено не менее 308 единиц учета (Shiryaev, 2018). Локалитеты, не отвечающие вышеперечисленным параметрам, исключены из данного исследования. Также исключены локалитеты, большая часть которых соответствует интра- и экстразональным местообитаниям, например еловые леса (острова) в тундре.

После составления базового списка видов грибов для каждого локалитета проводилась его верификация. Из списка исключались следующие виды: 1) недавно описанные как новые для науки, т. е. известные только из *locus classicus*, или крайне ограниченного числа локалитетов, хотя их распространение потенциально существенно шире: *Ramaria cistophila*, *Ramariopsis robusta*, *Typhula suecica* и др.; 2) с дискуссионным таксономическим статусом: *Clavariadelphus borealis*, *Ramaria altaica*, *Pterula caricis-pendulae* и др.; 3) найденные только в интра- и экстразональных местообитаниях, но не выявленные на плакоре в зональных условиях; 4) найденные только на антропогенно-измененных территориях. Перечень 37 локалитетов, список видов грибов, собранных в них, и общий уровень видового богатства в этих локалитетах АГЛ приведены в работе (Shiryaev, 2018).

**Анализ материала.** За двадцатилетний период исследований в лесотундре накоплен богатый материал, представленный 1082 образцами клавариоидных грибов, депонированных в микологической коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER). Порядка 9200 записей (данные взяты из полевых дневников, анализа фотографий и данные, опубликованные другими исследователями, on-line баз данных) касаются обнаружения клавариоидных грибов в изученном регионе, внесены в базу данных CLAVARIA<sup>WORLD</sup>, которая составляется автором и регулярно пополняется новыми данными на основе анализа

всего возможного материала по клавариоидным в мире. К настоящему моменту база данных насчитывает около 79 000 единиц записей.

Для установления связи разнообразия микобиоты с абиотическими факторами использованы базовые биоклиматические показатели: среднегодовая температура, сумма активных температур выше +10 °С, среднегодовое количество осадков (см. табл. 1). Климатические показатели взяты из базы данных WorldClim (Fick, Hijmans, 2017) с дополнением из climatebase.ru (обращение 22.10.2017) для некоторых метеостанций.

Данные о видовом богатстве цветковых растений в каждом секторе и локалитетах соответствуют работам (Секретарева, 2004; Юрцев и др., 2004). Параметры почвы (рН почвы, площадь мерзлотных и засоленных почв) взяты из Национального атласа почв Российской Федерации (Национальный атлас, 2011) и работы (Tumel, 2002). Параметры индекса растительности (NDVI) приведены в соответствии с работой (Walker et al., 2012).

Оценка зависимости видового богатства от климата проведена с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена ( $r_s$ ). Достоверность различий в величинах видового богатства между локалитетами оценивали при помощи U-критерия Манна-Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений. Сходство между локалитетами изучено с помощью кластерного анализа, проведенного в пакете STATISTICA 8.0, с использованием метода Варда и Евклидова расстояния.

Были оценены следующие таксономические параметры: общее число видов в каждом долготном секторе ( $\gamma$ -разнообразие) и среднее число видов в локалитете ( $\alpha$ -разнообразие).

Также вычислен средний уровень индекса сходства Жаккара (J), измеряемый как сходство между всеми парами локалитетов внутри одного и того же сектора. Также выявлено стандартное отклонение (SD); коэффициент вариации (CV) как отношение стандартного отклонения к среднему числу видов (M) в секторе ( $(SD / M) \times 100$ ); разница между видовым богатством самых богатых и беднейших местностей ( $D_{RPL}$ , %).

## Результаты и обсуждение

В АГЛ Евразии обнаружено 76 видов клавариоидных грибов (Ширяев, 2014), что составляет 11,4 % видов, известных в мире (*Index Fungorum*

2018). Видовое богатство грибов возрастает от арктических пустынь до бореальных лесов, а затем уменьшается в степи и умеренных пустынях (рис. 2). При этом в подтаежных лесах выявлено максимальное число видов (241), тогда как в лесотундре видовое богатство в 3,2 раза ниже.

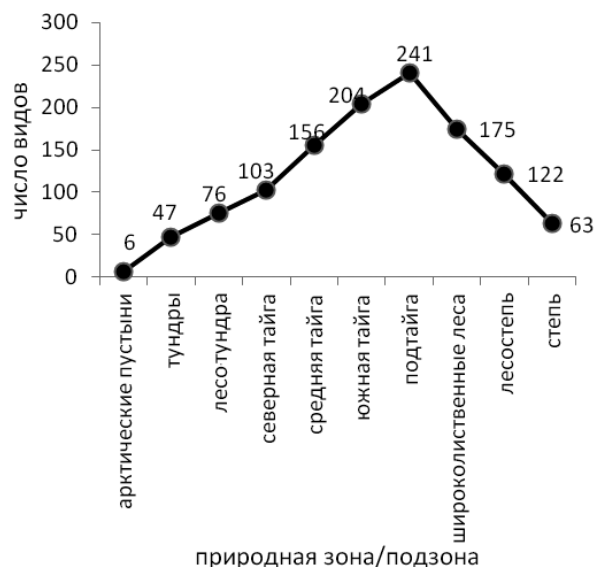


Рис. 2. Видовое богатство клавариоидных грибов в природных зонах Северной Евразии

**Разнообразие на уровне секторов.** Биоклиматические параметры АГЛ Евразии существенно изменяются от морских секторов (например, Фенноскандии) к ультраконтинентальной Якутии (см. табл. 1), что, несомненно, отражается на уровне видового богатства грибов. Например, в Якутии выявлено 36 видов, тогда как в Фенноскандии существует 60 (см. табл. 2). В этом случае якутский сектор оказывается на 40 % беднее. Аналогичные тенденции обнаружены для смежных природных зон, и эта разница уменьшается с шириной (Ширяев, 2014).

Род *Typhula* — самый богатый в лесотундре, при этом большинство видов были обнаружены только в морских секторах. Роды *Ramaria*, *Dentipratulum*, *Macrotyphula* и *Clavicornia* обнаружены главным образом в приморских секторах, тогда как внутриконтинентальная микобиота не имеет специфичных родов и видов (Ширяев, 2013, 2014). Исследование группы грибов, так называемой «снежной плесени», свидетельствует о том, что для патогенных видов рода *Typhula* имеется наибольшее количество видов в океанических секторах АГЛ: от Фенноскандии до Урала, а также на Чукотке, но отсутствует в континентальных секторах (Hoshino et al., 2009).

Существует немного схожих исследований для других групп афиллофоровых грибов в континентальном масштабе. Например, для породных и лисичковых грибов показано снижение с ростом континентальности от берегов Атлантики к центру Евразии (Пармасто, 1969; Мухин, Костицына, 2010). Близкий результат получен для макролишайников равнинных территорий (Урбанавичюс, 2011).

Доля широко распространенных видов (собранных во всех долготных секторах или отсутствующих в одном из них) клавариоидных грибов уменьшается от арктических пустынь к степям и пустыням. Современные данные свидетельствуют: в арктических пустынях обнаружено 6 видов грибов, и 5 из них были собраны во всех долготных секторах. Это означает, что порядка 80 % видов встречается во всех долготных секторах арктических пустынь и 60 % в тундре (Ширяев, 2014). В лесотундре имеется 37 видов во всех секторах (кроме одного). Стало быть, 55 % видов клавариоидных грибов имеют широкий диапазон. Аналогичный показатель характерен для среднетаежных лесов, тогда как в подтаежных лесах лишь

Т а б л и ц а 2

# ЧИСЛО ВИДОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ В ШИРОТНЫХ ЗОНАХ И ДОЛГОТНЫХ СЕКТОРАХ АРКТИЧЕСКОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА СЕВЕРНОЙ ЕВРАЗИИ

Природная зона	Долготный сектор							Всего
	Фенно-скандия	Канино-Печора	Урал	Ямало-Гыдан	Таймыр	Якутия	Чукотка	
Арктические пустыни	6	5	5	—	5	—	—	6
Тундра	37	31	33	27	26	27	37	47
Лесотундра	60	51	54	41	42	36	42	76
Северная тайга	84	73	77	60	53	50	67	103

Примечание. Прочерк означает, что данный сектор отсутствует в природной зоне.



45 % грибов можно отнести к широко распространенным (рис. 3). Доля таких видов в степных и умеренных пустынях составляет 20 %. Данный результат свидетельствует о соответствии распределения клавариоидных грибов (в указанном масштабе, на видовом уровне) биогеографическому правилу Рапопорта.

Для российских макролишайников было обнаружено схожее снижение доли широко распространенных видов с уменьшением широты (Урбанавичюс, 2011). В тундре 80 % видов лишенофлоры широко распространены, в тайге 70 %, а на юге страны – всего 60 %. Эти результаты схожи с идеями Т. Ахти (Ahti, 1977), который предположил, что в целом 60–70 % таежной лишенофлоры встречается во всех долготных секторах, а к северу этот процент возрастает до 80 %.

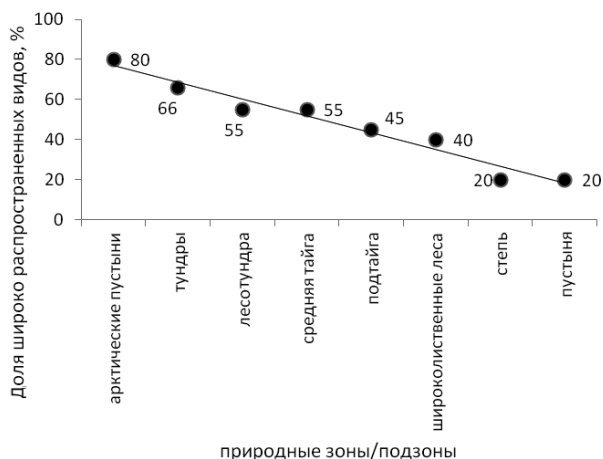


Рис. 3. Доля широко распространенных видов клавариоидных грибов среди долготных секторов в основных природных зонах Северной Евразии

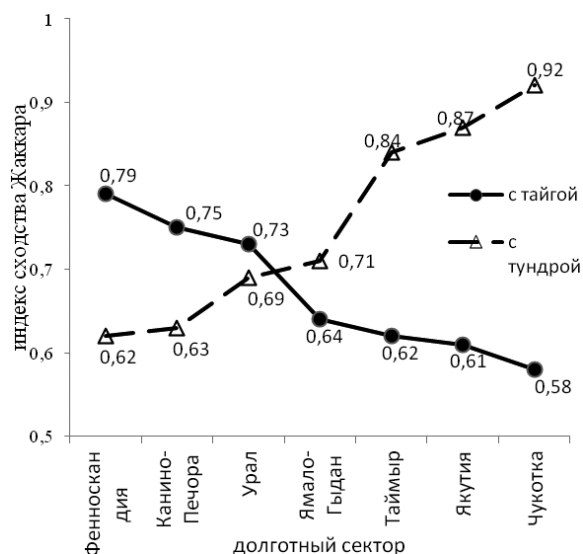


Рис. 4. Изменение индекса сходства клавариоидных грибов арктической границы леса с южными тундрами и северотаежными лесами

В нынешних климатических условиях «западная» европейская микобиота евразийской лесотундры характеризуется более высоким сходством с северотаежным аналогом, тогда как «восточная» сибирская более похожа на южную кустарниковую тундру (рис. 4). То есть видовое богатство микобиоты АГЛ в сибирских долготных секторах, в диапазоне от Чукотки до реки Енисей (рис. 1, локалитеты № 22–37), более схоже с тундрой, тогда как существенно ниже для секторов, расположенных от Фенноскандии до Урала (локалитеты № 1–16). Рост сходства этого показателя происходит в восточном направлении, примерно на 50 % (с 0,62 до 0,92, соответственно). С другой стороны, сравнение микобиоты АГЛ с тайгой демонстрирует обратную тенденцию, где максимальное сходство наблюдается в Фенноскандии (0,79) и существенно снижается в восточном направлении, до 0,58 на Чукотке.

Данный результат подтверждает близость европейской лесотундровой микобиоты, ассоциированной с березовыми и сосново-еловыми лесами, с (северо)таежным аналогом, тогда как микобиота, развивающаяся к востоку от реки Енисей, ассоциированная с лиственничниками и кедровым стланником, ближе к тундровой.

Картирование видового богатства клавариоидных грибов в отдельных долготных секторах всех природных подзон Северной Евразии позволило визуализировать установленные выше закономерности (рис. 5). В основу сравнения положено число видов в каждом из 92 регионов (зонально-секторальные микобиоты), примеры которых для северных природных зон представлены в табл. 2. В основу построения дендрограммы сравнения этих регионов положен коэффициент сходства Жаккара и метода Варда. Информативность полученных результатов составляет 78 %.

В данном районировании лесотундровая микобиота в долготном направлении не составляет единого целого. Как и было показано выше (см. рис. 3), сибирские территории восточнее Урала достоверно ( $p < 0,05$ ) отличаются от европейских. При этом все сибирские регионы АГЛ проявляют сходство с тундровой микобиотой, тогда как европейские – с северотаежной. Распределение разнообразия клавариоидных грибов в Евразии свидетельствует, что для тундровой и таежной микобиоты Урал выступает важной биогеографической границей.

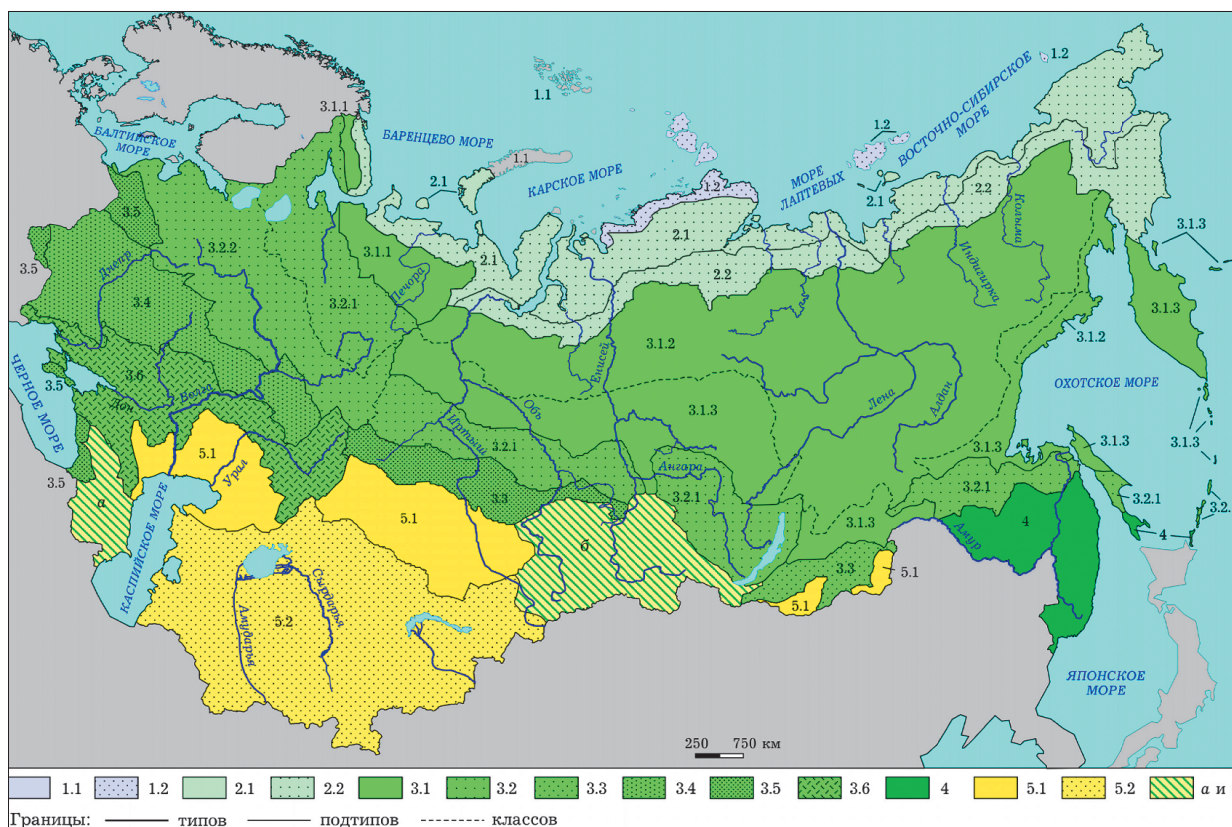


Рис. 5. Районирование Северной Евразии по клавариоидным грибам (Ширяев и др., 2016) (дифференциация биот клавариоидных грибов по объединенной матрице сходства при факторной классификации):

I. Северный надтип – 1. Арктический тундрово-полярнопустынный тип – 1.1. Северо-западный с проникновением в высокогорья Кавказа и Алтае-Саянской горной страны; 1.2. Северо-восточный. II. Срединный надтип – 2. Тундрово-лесотундровый евразийский тип с проникновением в субальпийские редколесья Кавказа и Алтае-Саянской горной страны – 2.1. Тундрово-евразийский; 2.2. Лесотундровый дальневосточно-сибирский. 3. Лесотундрово-степной евразийский тип – 3.1. Лесотундрово-таежный евразийский: 3.1.1. Лесотундрово-северотаежный европейско-уральский, 3.1.2. Сибирский таежный, 3.1.3. Дальневосточно-сибирский таежный; 3.2. Таежно-подтаежный евразийский с проникновением в аналогичные ландшафты Кавказа и Алтае-Саянской горной страны: 3.2.1. Евразийский таежный, 3.2.2. Европейский южнотаежно-подтаежный; 3.3. Подтаежно-лесостепной сибирский; 3.4. Широколиственно-лесостепной европейско-уральский с проникновением на Кавказ и Алтай; 3.5. Средиземноморско-широколиственный; 3.6. Степной европейско-уральский. 4. Подтаежно-широколиственнолесной дальневосточный тип с проникновением в лесостепь. III. Южный надтип – 5. Пустынно-степной тип – 5.1. Евразийский; 5.2. Азиатский

Представленные выше оба результата, свидетельствующие о долготной неоднородности микобиоты АГЛ, несколько отличны от общепринятого положения: лесотундровая микобиота – это неотъемлемая часть таежной (Марфенина и др., 1991; Dahlberg et al., 2013). Несомненно, для некоторых групп грибов, трофически преимущественно связанных с древесиной (например, кортициоидные и пороидные грибы), АГЛ – это часть таежной микобиоты (Пармасто, 1969; Мухин, 1993; Kotiranta et al., 2009; Мухин, Костицына, 2010), но для клавариоидных грибов, которые развиваются на всем возможном спектре субстратов (древесине, почве, подстилке, травах, мхах и т. д.), выявлены очевидные долготные различия.

Специалисты, изучающие одну из актуальных проблем Арктики – современное потепление климата, – показали, что для европейской и сибирской растительности АГЛ NDVI за последние 20 лет изменилась одинаково (Walker et al., 2012). При этом в Европе кустарники *Alnus*, *Betula*, *Salix*, в основном распространенные в речных долинах, теперь выходят в зональные местообитания в тундре и лесотундре, а следовательно, и грибы, связанные с этой растительностью, также начали движение в зональные местообитания, ранее для них недоступные. Бореальная растительность и грибы активно распространяются в европейской части АГЛ, но не в Сибири, где тундроподобные открытые лиственничники и заросли кедрового стланника,

смешанные с тундровой травянисто-лишайниковой растительностью, по-прежнему сохраняются с последнего ледникового периода, даже при нынешнем глобальном потеплении климата растительность остается неизменной (Herzschuh et al., 2016), и мы до сих пор не обнаружили новые таежные виды грибов, которые мигрировали бы в сибирскую АГЛ из таежных регионов.

Возможно, более высокое сходство сибирской микобиоты АГЛ с тундрой объясняется также и тем, что в Европе вечная мерзлота распространена только в тундровой зоне и крайне мало в лесной зоне, в Сибири вечная мерзлота широко распространена в тундре и таежной зоне (Tumel, 2002). К востоку от реки Енисей толщина вечной мерзлоты и общая пессимальность климата резко возрастают (см. табл. 1), при этом резко сокращается количество видов деревьев (на плакорах остаются лишь лиственница и береза), а в Якутии и на Чукотке – лиственница и кедровый стланик (Herzschuh et al., 2016). Ни один вид клавариоидных грибов «специфически» не связан ни с одной из этих древесных пород. В данном случае на валеже и подстилке этих деревьев встречается крайне мало убиквистических видов клавариоидных. Практически все виды грибов, выявленные в АГЛ, также растут и в тундровой зоне.

Несомненно стоит отметить, что средний размер всех долготных секторов АГЛ составляет в среднем 100 тыс. км<sup>2</sup>, но в целом их размер довольно сильно варьирует. Например, размеры уральского и якутского секторов различаются

больше чем в 3 раза (см. рис. 1), и в этом случае выявленное разнообразие и распределение грибов не совсем корректно сравнивать. Очевидно, в данной ситуации исследования пространственного разнообразия корректнее проводить с использованием схожих по площади территорий, например меньшего размера, что, возможно, приведет к уточнению описанных выше результатов.

**Разнообразие на локальном уровне.** Изучение разнообразия также проведено на примере 37 локалитетов (площадью по 100 км<sup>2</sup>), равномерно распределенных внутри семи долготных секторов. Результаты исследования свидетельствуют: среднее значение видового богатства ( $\alpha$ -разнообразие) снижается на 50 % – от морского климата Фенноскандии (41,6 вида) до ультраконтинентальной Якутии (20,8), а затем немного увеличивается – до 27,3 вида на Чукотке (см. табл. 3). Близкие результаты получены для медианы видового богатства, в Фенноскандии этот параметр составляет 40,9 вида, а в Якутии лишь 21,0 (рис. 6).

Среднее число видов в локалитетах, расположенных в морском и ультраконтинентальном секторах, достоверно различается (U-тест Манна-Уитни,  $p < 0,0001$ ). В целом существует сильная отрицательная корреляция между  $\alpha$ -разнообразием и континентальностью ( $r_s = -1,0$ ,  $p < 0,001$ ), и та же тенденция установлена для секторов ( $\gamma$ -разнообразие), но немного слабее ( $r_s = -0,86$ ,  $p < 0,05$ ). Долготные изменения среднего видового богатства положительно

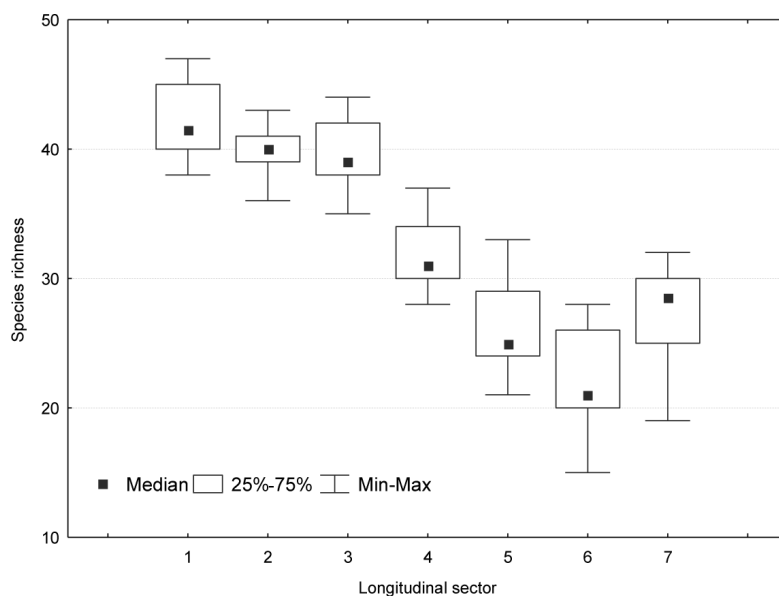


Рис. 6. Видовое разнообразие клавариоидных грибов в семи долготных секторах арктической границы леса. Сектора: 1 – Фенноскандия; 2 – Канино-Печора; 3 – Полярный Урал; 4 – Ямало-Гыдан; 5 – Таймыр; 6 – Якутия; 7 – Чукотка

**РАЗНООБРАЗИЕ БИОТЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ В СЕМИ ДОЛГОТНЫХ СЕКТОРАХ  
ВДОЛЬ АРКТИЧЕСКОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА**

Параметр	Долготный сектор						
	Фенно-скандия	Канино-Печора	Урал	Ямало-Гыдан	Таймыр	Якутия	Чукотка
Общее число видов	60	51	54	41	42	36	42
Среднее число видов в локалитете	42,2	39,8	39,8	32,0	27,6	20,8	25,8
Max	47	43	44	37	33	28	32
Min	38	36	35	28	21	15	19
SD от среднего числа видов в локалитете	3,5	2,6	3,5	3,5	4,6	5,3	4,3
CV	8,3	6,5	8,8	10,9	16,3	24,3	16,7
$D_{RPL}$	24	19	26	32	57	87	59
Средний показатель $J$ (95 % доверит. Интервал)	0,61 (0,66–0,56)	0,71 (0,75–0,67)	0,67 (0,73–0,61)	0,68 (0,73–0,63)	0,47 (0,56–0,38)	0,41 (0,51–0,31)	0,47 (0,54–0,40)
Число локалитетов	6	5	5	5	5	5	6

П р и м е ч а н и е. Max – максимальное число видов в локалитете, шт.; min – минимальное число видов в локалитете, шт.; SD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации, %;  $D_{RPL}$  – разница между min и max, %;  $J$  – индекс сходства Жаккара.

**КОРРЕЛЯЦИЯ ( $r_s$ ) ПАРАМЕТРОВ БИОКЛИМАТА АРКТИЧЕСКОЙ ГРАНИЦЫ ЛЕСА  
С РАЗНООБРАЗИЕМ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ**

Параметр	Число видов в секторе	Среднее число видов в локалитете
Индекс континентальности	–0,86**	–1,00***
Среднегодовое кол-во осадков	0,93**	0,86**
Среднегодовая температура	0,87*	0,89**
Абсолютная минимальная температура	0,82*	0,96**
Сумма температур выше +10 °C	0,86*	0,90**
Среднее число дней без заморозков	0,86*	0,89*
Число видов цветковых растений в секторе	0,32	0,04
Среднее число видов цветковых растений в локалитете	0,50	0,21
Площадь территории с вечной мерзлотой	–0,75 *	–0,89**
pH почвы	0,33	0,24

П р и м е ч а н и е. \*  $p < 0,05$ ; \*\*  $p < 0,01$ ; \*\*\*  $p < 0,001$ .

коррелируют с климатическими изменениями среднегодовой температуры ( $r_s = 0,89$ ,  $p < 0,01$ ) и осадками ( $r_s = 0,86$ ,  $p < 0,05$ ) (см. табл. 4).

Некоторые другие климатические параметры также являются важными индикаторами разнообразия микобиоты (см. табл. 3). Например, оба,  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразие в значительной степени зависят от среднего количества безморозных дней ( $r_s = 0,86$ ,  $p < 0,05$  и  $r_s = 0,89$ ,  $p < 0,05$ , соответственно) (см. табл. 4). Другим важным показателем является абсолютная минимальная температура, которая значимо коррелирует с  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразием ( $p < 0,05$ ).

Сумма активных температур (выше +10 °C) имеет сильную положительную связь со средним числом видов в локалитетах ( $r_s = 0,90$ ,  $p < 0,01$ ) и немного меньше с общим богатством ( $r_s = 0,86$ ,  $p < 0,05$ ).

Как было показано выше, с ростом континентальности климата резко снижаются среднегодовая температура, минимальная температура самого холодного месяца и количество осадков (см. табл. 1). В Якутии подобный криосемиаридный климат способствует развитию криогенных процессов в почве. В результате вечная мерзлота достигает толщины более



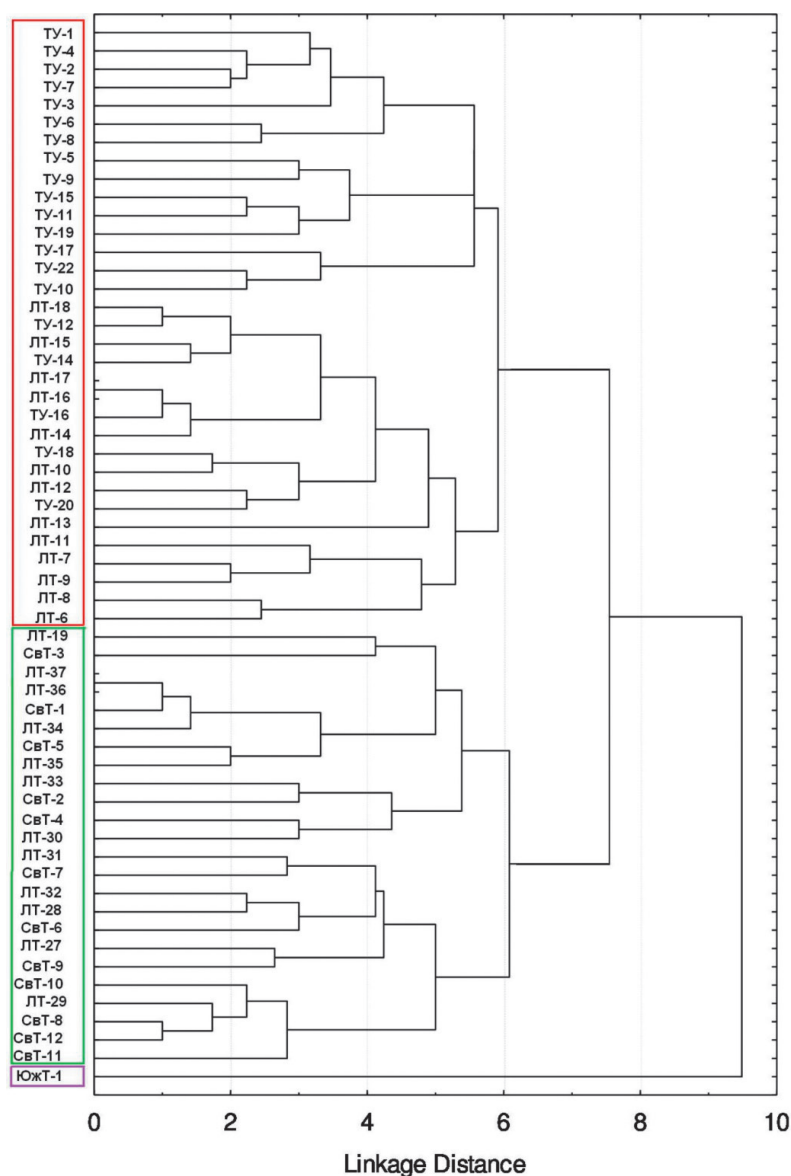
1 км и распространена на 100 % территории (см. табл. 3). При этом оба,  $\alpha$ - и  $\gamma$ -разнообразия характеризуются значимой отрицательной корреляцией с площадью и глубиной вечной мерзлоты ( $r_s = -0,75$ ,  $p < 0,05$  и  $r_s = -0,89$ ,  $p < 0,01$ , соответственно). Для показателей рН почвы не установлены статистические различия между смежными секторами и между самым богатым (Фенноскандия) и беднейшим (Якутия) секторами (U-тест Манна-Уитни,  $p > 0,05$ ), так как кислые торфяные, песчаные, магматические и карбонатные почвы широко распространены во всех долготных секторах. В Фенноскандии средний уровень рН варьирует в диапазоне  $4,0 \pm 0,5$ , тогда как в Якутии  $3,9 \pm 0,6$ . Несомненно, уровень рН значительно различается между отдельными локалитетами, но при усреднении по всем изученным локалитетам различия меж-

ду секторами не обнаруживаются. Это исследование показывает, что уровень рН в секторах не оказывает влияния на разнообразие клавариоидных грибов АГЛ (см. табл. 4).

Возможно, с учетом гетеротрофной природы грибов богатство видов флоры в долготных секторах и среднее видовое богатство в локальных флорах (площадью 100 км<sup>2</sup>) окажутся более важными по сравнению с абиотическими факторами? Но в континентальном масштабе нами не найдено достоверной корреляции для обоих этих параметров с разнообразием грибов ( $p > 0,05$ ) (см. табл. 4). Однако если только учитывать географический диапазон условий от Фенноскандии до Якутии, без Чукотки, то существует положительная связь между  $\alpha$ -разнообразием грибов со средним числом видов в локальной флоре ( $p < 0,05$ ).

Рис. 7. Сходство видового состава 59 локалитетов клавариоидных грибов, расположенных на арктической границе леса: 20 локалитетов в южных тундрах, 25 – в лесотундре, 12 – в северной тайге и 1 – в южной тайге. Локалитеты соответствуют работам (Shiryaev, 2017, 2018):

красным цветом отмечен «тундровый» кластер, зеленым – «таежно-лесотундровый», розовым – южно-таежный локалитет



Выше, на примере анализа видового богатства грибов в секторах, были установлены долготные различия в структуре микобиоты АГЛ. При изучении этого вопроса на локальном уровне результат оказывается близким. Выделяются два основных кластера: тундровый (I) и таежно-лесотундровый (II) (рис. 7). Третий кластер формирует один южнотаежный локалитет, взятый для сравнения. Тундровый кластер объединяет 20 локалитетов из подзоны южных кустарничковых тундр и 13 лесотундровых сибирских, тогда как таежно-лесотундровый – 12 европейских лесотундровых локалитетов и 12 северотаежных европейских и сибирских.

На локальном уровне граница между европейской и азиатской лесотундровой микобиотой также отчетлива, она лишь становится более «континуальной», соответствуя всему Ямало-Гыданскому сектору, что в целом совпадает с изменениями индекса сходства, установленного для секторов (см. рис. 4).

Таким образом, картина разнообразия биоты клавариоидных грибов арктической границы леса формируется за счет современных абиотических факторов, из которых основными являются климатические факторы, а также вечная мерзлота.

### Заключение

Традиционно пространственное распределение таксономического разнообразия микобиоты изучают в широтном и высотном направлениях. Данное исследование свидетельствует о том, что долготный градиент не менее важен в микогеографических исследованиях. Видовое богатство клавариоидных грибов уменьшается с ростом континентальности климата в региональном и локальном масштабе (в 1,6 и 2 раза, соответственно). Эти изменения в значительной степени коррелируют с такими основными абиотическими факторами, как средняя годовая температура и осадки. Обнаружено резкое уменьшение числа видов с увеличением площади и толщины вечной мерзлоты в направлении Якутии.

С другой стороны, существует немало данных, что для формирования таксономического богатства микобиоты важны биотические факторы, например тип растительности, богатство видов растений и спектр форм жизнедеятельности растений, поскольку они

являются субстратами для роста и развития гетеротрофных групп организмов. Имеются примеры косвенных доказательств того, что субстрат выступает в качестве определяющего фактора для распространения грибов клавариоидов в высоких широтах. Однако эти результаты получены для локального масштаба и для отдельных небольших точек, главным образом в европейских регионах.

Некоторые из них демонстрируют, что зимосильные травянистые растения и древесный субстрат (пиломатериалы, дрова и т. д.) приносят с собой и позволяют формировать плодовые тела лесных видов грибов (например, *Artomyces pyxidatus*, *Ramaria stricta*, *Typhula trifolii*) к северу от границы леса.

Подобные виды могут существовать в таких условиях в течение нескольких лет, но исчезают с исчерпанием субстрата. Но по мере увеличения рассматриваемой территории субстрат становится статистически менее значительным по сравнению с климатом.

Хорошо известно, что в локальном масштабе видовое богатство и набор видов грибов в жаркий и сухой год значительно отличаются от холодного и влажного года, хотя разнообразие растений (субстратов) и богатство флоры, а также структура почвы не меняются. Однако в континентальном масштабе при сборе материала в течение длительного периода (десятилетия) такие результаты не являются надежными. С увеличением размерности на пространственно-временной шкале результаты существенно различаются, и выводы, полученные для локального масштаба, не могут быть перенесены на континентальный (и наоборот). Аналогичные результаты были получены и при макроэкологических исследованиях других биотических групп (Gaston, 2000).

В целом результат, обсуждаемый в данной работе, получен только для одной жизненной формы грибов-макромицетов. Несомненно, требуется проведение аналогичных исследований и для других групп, что позволит в будущем установить общие микогеографические закономерности пространственного распределения разнообразия грибов и сопоставить их с известными биогеографическими правилами, полученными на основе исследований флоры и фауны.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 18-05-00398).*

## ЛИТЕРАТУРА

- Борисов А. А. Климаты СССР. Л.: Наука, 1959. 180 с.
- Змитрович И. В., Ежов О. Н. Агарикоидные грибы (*Basidiomycota, Agaricomycetes*). В кн.: Растения и грибы полярных пустынь Северного полушария / Отв. ред. Н. В. Матвеева. СПб.: МАРАФОН, 2015. С. 211–225.
- Марфенина О. Е., Попова Л. В., Звягинцев Д. Г. Специфика циклов развития микроскопических грибов в почвах // Почвоведение. 1991. Вып. 8. С. 80–87.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.
- Мухин В. А., Костицына М. В. Биологическое разнообразие и географическая структура гипоарктической биоты дереворазрушающих грибов // Труды междунар. конф. «Окружающая среда и природные ресурсы». Тюмень, 2010, С. 65–67.
- Национальный атлас почв Российской Федерации / Под ред. С. А. Шоба. М.: МГУ, Астрель, 2011. 632 с.
- Пармasto Э. Исследования афиллофоровых грибов СССР: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Тарту: Ун-т Тарту, 1969. 60 с.
- Седельников В. П., Науменко Ю. В., Седельникова Н. В. и др. Биоразнообразие и пространственная организация растительного мира Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 2. С. 159–168.
- Седельникова Н. В. Видовое разнообразие лишенобиоты Западной Сибири и оценка участия видов лишайников в основных ее горных и равнинных фитоценозах. Новосибирск: Гео, 2017. 612 с.
- Секретарева Н. А. Цветковые растения российской Арктики и соседних территорий. М.: КМК, 2004. 140 с.
- Урбанавичюс Г. П. Особенности разнообразия лишенофлоры России // Изв. РАН. Сер. Геогр. 2011. № 1. С. 66–78.
- Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы полуострова Ямал // Новости сист. низш. раст. 2008. Т. 42. С. 130–141.
- Ширяев А. Г. Пространственная гетерогенность видового состава комплекса клавариоидных грибов евразийской Арктики // Сиб. экол. журн. 2013. Вып. 4. С. 495–505.
- Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект: Дис. ... докт. биол. наук. М., 2014. 304 с.
- Ширяев А. Г. Афиллофороидные грибы. В кн.: Растения и грибы полярных пустынь северного полушария / Отв. ред. Н. В. Матвеева. СПб.: МАРАФОН, 2015. С. 226–238.
- Ширяев А. Г. Новые сведения о клавариоидных грибах (*Basidiomycota*) окрестностей Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2016. Вып. 4. С. 81–93.
- Ширяев А. Г. Широкие изменения разнообразия биоты клавариоидных грибов на модельной трансекте Евразии // Изв. РАН. Сер. Геогр. 2018. № 3. С. 56–66.
- Ширяев А. Г., Руоколайнен А. В. Клавариоидные грибы заповедника «Кивач»: изменение разнообразия среднетаежной микобиоты в долготном градиенте // Труды КарНЦ РАН. Сер. Биол. 2017. Вып. 6. С. 48–60.
- Ширяев А. Г., Равкин Ю. С., Ефимов В. М. и др. Пространственно-типологическая дифференциация биоты клавариоидных грибов Северной Евразии // Сиб. экол. журн. 2016. Вып. 5. С. 648–660.
- Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенин А. Е. и др. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор в азиатской Арктике // Ботан. журн. 2004. Вып. 89 (11). С. 1689–1727.
- Ahti T. Lichens of the boreal coniferous zone. In: Lichens ecology / M. R. D. Seaward (Ed.). Acad. Press: London, 1977. P. 145–181.
- Dahlberg A., Bültmann H., Cripps C. L. et al. In: Arctic biodiversity assessment. Status and trends in arctic biodiversity. Conservation of arctic flora and fauna (CAFF). Arctic council / H. Meltofte (Ed.). Akureyri: Narayana Press, 2013. P. 354–371.
- Ermakov N., Bohn U. Draft legend for Eurasian boreal vegetation as a part of the overall legend of CBVM higher units of classification and units of forest vegetation, subarctic open woodlands, and partly of subalpine vegetation. In: Papers from the CAFF flora group (CFG) and circum-boreal vegetation Map (CBVM) workshops / S. S. Talbot (Ed.). Akureyri: Narayana Press, 2011. P. 22–31.
- Fick S. E., Hijmans R. J. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // Int. J. Climat. 2017. Vol. 37 (12). P. 4302–4315.
- Gaston K. J. Global patterns in biodiversity // Nature. 2000, Vol. 405. P. 220–227.
- Herzschuh U., Birks H. J. B., Laepple T. et al. Glacial legacies on interglacial vegetation at the Pliocene-Pleistocene transition in NE Asia // Nature Communications. 2016. Vol. 7. P. 11967. DOI: 10.1038/ncomms11967
- Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F. et al. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycol. Res. 2007. Vol. 111 (5). P. 509–547.
- Hofgaard A., Harper K. A., Golubeva E. The role of the circumarctic forest-tundra ecotone for Arctic biodiversity // Biodiversity. 2012. Vol. 13. P. 174–181.
- Hoshino T., Xiao N., Tkachenko O. B. Cold adaptation in the phyto-pathogenic fungi causing snow mold // Mycoscience. 2009. Vol. 50. P. 26–38.
- Ignatov M. I. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 13–47.
- Index Fungorum. <http://www.indexfungorum.org>. (Accessed 28 January 2018).
- Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytovuori I. Aphylloporoid fungi of Finland. A check-list with ecology, distribution and threat categories // Norrlinia. 2009. Vol. 19. P. 1–223.

Lomolino M., Riddle B., Whittaker R., Brown J. Biogeography. 4th ed. Sunderland (MA): Sinauer Associates Inc., 2010. 764 p.

Mueller G. M., Schmit J. P. Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict? // Biodivers. Conserv. 2007. Vol. 16. P. 1–5.

Oliver J. E. Encyclopedia of world climatology. Encyclopedia of Earth science series. Berlin: Springer, 2005. 180 p.

Peay K. G., Kennedy P. G., Talbot J. M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome // Nat. Rev. Microbiol. 2016. Vol. 14. P. 434–447.

Rivas-Martinez S., Rivas Saenz S., Penas A. World-wide bioclimatic classification system // Global Geobotany. 2011. Vol. 1. P. 1–634.

Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arctic zone // Микология и фитопатология. 2006. Вып. 40 (4). С. 294–306.

Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. The nemoral zone // Karstenia. 2007. Vol. 47. P. 5–16.

Shiryaev A. G. Longitudinal changes of clavarioid fungi (*Basidiomycota*) diversity in the tundra zone of Eurasia // Mycol. 2017. Vol. 8 (3). P. 135–146.

Shiryaev A. G. Spatial diversity of clavarioid mycota (*Basidiomycota*) at the forest-tundra ecotone // Mycoscience. 2018. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.007>

Shiryaev A. G., Mukhin V. A. Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial structure in the European High Arctic // North Amer. Fungi. 2010. Vol. 5 (5). P. 67–84.

Shiryaev A. G. Spatial heterogeneity of the species composition of a clavarioid fungi's complex in the Eurasian Arctic // Contemporary problems of ecology. 2013. Vol. 6, N 4. P. 381–389.

Shiryaev A. G., Kotiranta H. Aphyllophoroid fungi (*Basidiomycota*) of the middle part of Yenisei River basin, East Siberia, Russia // Karstenia. 2015. Vol. 55 (1). P. 43–60.

Tedersoo L., Bahram M., Põlme S. et al. Global diversity and geography of soil fungi // Science. 2014. Vol. 346, iss. 6213. doi : 10.1126 / science. 1256688

Tumel N. Permafrost. In: The physical geography of Northern Eurasia. Oxford regional environments series / M. Shahgedanova (Ed.). Oxford: Oxford Univ. Press, 2002. P. 149–168.

Walker D. A., Reynolds M., Daniels F. et al. The Circumpolar Arctic vegetation map // J. Veg. Sci. 2005. Vol. 16 (3). P. 267–282.

Walker D. A., Epstein H. E., Reynolds M. K. et al. Environment, vegetation and greenness (NDVI) along the North America and Eurasia arctic transect // Envir. Res. Lett. 2012. Vol. 7. P. 1–17.



## СОДЕРЖАНИЕ

Введение .....	5
С. П. Арефьев. Гнилевые болезни древесных пород Западной Сибири .....	6
И. А. Винер, А. В. Кураков. Трутовые и кортициоидные грибы Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника .....	16
Л. В. Гарибова. Ксилотрофные базидиомицеты как объект биотехнологий: достижения, перспективы и направления исследований .....	30
В. Б. Звягинцев, Г. А. Волченкова. Структура локальных популяций <i>Heterobasidion annosum</i> в очагах усыхания сосны .....	38
Л. Г. Исаева. Болезни деревьев и кустарников Мурманской области .....	48
Г. Б. Колганихина. Сумчатые и несовершенные грибы – консорты широколиственных пород в насаждениях Теллермановского опытного лесничества .....	57
Ю. А. Литовка, И. Н. Павлов. Фитопатогенность и морфолого-культуральные особенности грибов <i>Heterobasidion annosum</i> s.l., выделенные из очагов массового усыхания хвойных лесов Сибири .....	68
Л. Г. Переведенцева, А. С. Шишигин. Мониторинг агариикоидных базидиомицетов в ельнике приручьевом (подзона южной тайги Пермского края) .....	77
О. О. Предтеченская. Биота напочвенных грибов в лесных фитоценозах на разных стадиях антропогенной сукцессии .....	89
А. В. Руоколайнен, Е. В. Шорохова, Е. А. Капица, В. М. Коткова, И. В. Ромашкин. Сообщества базидиальных грибов, участвующих в биогенном ксилолизе валежа лиственницы в условиях НП «Водлозерский» (Республика Карелия) .....	98
В. Г. Стороженко, П. А. Чеботарёв, В. М. Коткова, В. В. Чеботарёва. Дереворазрушающие грибы и гнилевые фауны спелых и перестойных дубрав Теллермановского леса (Воронежская область) .....	106
В. Г. Стороженко. Структуры лесного биогеоценоза .....	118
М. А. Фадеева, А. В. Кравченко. Лихенобиота вырубок южной Карелии .....	122
Ю. Р. Химич, Е. В. Шорохова. Шкалы разложения крупных древесных остатков (КДО) и их использование в микологических исследованиях .....	136
Б. П. Чураков, С. Г. Битяев, Р. А. Чураков. К вопросу естественного возобновления леса в очагах корневой губки .....	141
А. Г. Ширяев. Географическая дифференциация разнообразия клавариоидных грибов арктической границы леса .....	150

Научное издание

**ГРИБНЫЕ СООБЩЕСТВА ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

**Том 5**

*Печатается по решению Ученых советов  
Института лесоведения РАН и Института леса КарНЦ РАН*

Фото на обложке:

*А. В. Полевого, Л. А. Савельева, А. В. Руоколайнен*

Редактор *Е. В. Азоркина*

Оригинал-макет *Н. Н. Сабанцева*

Подписано в печать 10.09.2018 г. Формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>8</sub>. Гарнитура Times.

Печать офсетная. Уч.-изд. л. 18,5. Усл. печ. л. 19,07.

Тираж 150 экз. Заказ № 506

Федеральный исследовательский центр  
«Карельский научный центр Российской академии наук»  
Редакционно-издательский отдел  
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50